Beiträge zur Morphologie der polyandrischen Blüten

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

hohen philosophischen Fakultät

(Sektion II)

der

Königl. Bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von

Max Hirmer

am 23. Mai 1917

Mit 11 Tafeln.

Jena
Gustav Fischer
1917

I

Beiträge zur Morphologie der polyandrischen Blüten

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

hohen philosophischen Fakultät

(Sektion II)

der

Königl. Bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von

Max Hirmer

am 23. Mai 1917

Mit 11 Tafeln.

Jena
Gustav Fischer
1917

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

Separatabdruck aus: „Flora“ oder: Allgemeine botanische Zeitung.
Neue Folge. Zehnter Band. (Der ganzen Reihe 110. Band.) Heft 1.
Herausgeber Prof. Dr. K. Goebel in München.
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Meinen lieben Eltern

in Dankbarkeit gewidmet.

Bei Betrachtung der morphologischen Verhältnisse der polyandrischen Blüten fragt es sich, von welchem Standpunkt ausgegangen wird: ob man in der Polyandrie die ursprüngliche Gestaltungsform der Angiospermenblüte sieht, oder ob man sie vom diplostemonen Blütentypus ableitet. Diese letztere Auffassung hatte bereits ihre Anhänger, bevor noch entwicklungsgeschichtliche Tatsachen bekannt waren. Man stellte sich vor, daß Polyandrie durch vielfache Verdoppelung (Dédoublement) der Staminalglieder entstanden sei. Wie das Dédoublement dabei vor sich gehen sollte, wurde von Dunal und Mocquin-Tandon, die den Begriff einführten, nicht weiter ausgeführt. Später an der Hand der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von Hofmeister und Payer schien dann die Theorie eine kräftige Stütze zu gewinnen durch die Entdeckung der Primordien, jener leicht aufgewölbten Partien des Blütenbodens, auf welchen immer zuerst und oft auch allein die Anlage des Androeceums erfolgt. Sie sollten die Primitivanlagen der sich verzweigenden Staubblätter darstellen. Hier sei gleich vorweg genommen, daß kein Beweis vorliegt, sie als solche aufzufassen, daß sie vielmehr auf Grund der ausgeführten Untersuchungen nur als im Wachstum geförderte Partien des Blütenbodens anzusprechen sind, wie überhaupt im weiteren auszuführen sein wird, daß sich die Organanlage bei eintretender Reduktion der Glieder oft nicht gleichmäßig über die ganze Vegetationszone hin erstreckt, sondern auf bestimmte Sektoren beschränkt.

Wenn aber immerhin, indem die Primordien in der oben angeführten Weise mißgedeutet wurden, in ihnen noch ein Hinweis auf Dédoublement gesehen werden konnte, so sprachen Fälle mit einer ringsum gleichmäßig erfolgenden Organanlage (vgl. Rosaceen, Cistaceen u. a.) um so eindringlicher dagegen. Auch hier war ein Teil der Anhänger der Dédoublementstheorie konsequent genug, um eine völlige Verwachsung der Ränder der dédoublierenden Anlagen anzunehmen und das Dédoublement für kongenital zu erklären.

Wenn sich nun schon gegen eine derartige rein willkürliche Deutung, die durch gar keine entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen gestützt war, mit Hofmeister als erstem Stimmen erhoben, so gelangte

in den letzten Jahrzehnten des vorigen Jahrhunderts auch die zweite eingangs erwähnte Auffassung von der Ursprünglichkeit der Polyandrie zum Wort. Goebel als erster und nach ihm Čelakovsky sind die Hauptvertreter dieser Anschauung, die eine Hauptstütze schon von vornherein darin findet, daß innerhalb des gesamten Organismenreiches die Vielzahl der Organe und Glieder den phylogenetisch ursprünglicheren Typen entspricht. Da aber trotz eingehender Arbeiten der genannten Morphologen dennoch in der neuesten Literatur über Blütenbau und -ableitung (Wettstein 1911, Warming-Moebius 1911, Pax 1890, Murbeck 1912, Engler u. a.) immer wieder die alte Dédoublementstheorie aufgenommen und weiter vertreten wurde, so schien es wünschenswert, an der Hand möglichst zahlreicher dafür in Betracht kommender Familien nochmals eingehende entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen zu unternehmen und experimentell soweit als möglich zu vervollständigen. Hierbei wird die Ursprünglichkeit der Vielzahl dann als erwiesen zu betrachten sein, wenn es innerhalb einer reichgliedrigen Art, einer Familie oder Gattung gelingen wird, die innerhalb der ganzen Familie vergleichend morphologisch aufgestellte Reihe in sich deckender Weise künstlich zur Wiederholung zu veranlassen.

In entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht bieten die polyandrischen Blüten drei Typen:

Papaveraceentyp.

Nach Anlage der Kelch- und Blumenblätter stellt der Vegetationspunkt eine kuchenförmige Erhebung dar. Staubblätter und zuletzt Karpiden entstehen in zentripetaler Reihenfolge. Das embryonale Gewebe bleibt am längsten erhalten im Sproßzentrum.

Cistaceentyp.

Der Vegetationspunkt hat im wesentlichen die gleiche Gestalt wie im vorhergehendem Fall; indes bestehen nach Kelch- und Blumenblattanlage noch zwei embryonale Zonen: Die eine, in der Blütenmitte, liefert die Karpiden, die andere, oberhalb dem Perianth eingeschaltet, liefert die Staubblattanlagen und zwar in zentrifugaler Reihenfolge.

Rosaceentyp.

Der Blütenboden ist in seiner Mitte trichterförmig eingetieft; von den zwei embryonalen Zonen liefert die eine und zentrale die Karpiden, eine zweite unterhalb des Perianths die Staubblätter in zentripetaler Entstehungsfolge.

Cistaceae. (Taf. I.)

Cistus. Sektion Erythrocistus.

C. polymorphus (Fig. 1). Die Anlage des Kelches, der fünf gleich große Blätter, zwei äußere und drei sich konvolutiv deckende innere zeigt, erfolgt nach zwei Fünftel. Annähernd in Alternanz damit treten die fünf Petalen auf. Episepal folgen dann am Rande des kuchenförmigen Blütenbodens die ersten fünf Stamina, zwischen ihnen dann fünf epipetale, und in den noch bestehenden Zwischenräumen zwischen diesen ersten 10 Staubblättern noch deren weitere 10. Damit ist ein Komplexquirl von im ganzen 20 genau in einer Höhe stehenden Staubblättern erreicht; mit ihm alterniert ein zweiter zwanzigliedriger, mit diesem ein weiterer mit annähernd gleicher Gliederzahl usw. Gleichzeitig mit Anlage der letzten Glieder des Androeceums erfolgt auch die der fünf epipetalen Karpiden.

Sektion Ledonia.

Neben Formen, bei welchen der Kelch aus fünf annähernd gleich großen Teilen besteht, obwohl auch schon hier die beiden ersten und äußeren aus dem engeren Zusammenschluß mit den drei inneren gedrängt sind, gibt es Arten, bei welchen die zwei äußeren Kelchblätter hinter den drei inneren an Größe erheblich zurückbleiben, so daß also hinsichtlich des Kelches die gleichen Verhältnisse vorliegen, wie bei den meisten Arten der Gattung:

Helianthemum.

H. polifolium (Fig. 2 und 3). Die ersten Stadien der Kelchentwicklung stimmen mit der von Cistus polymorphus überein, sehr bald aber bleiben Sepalum 1 und 2 wesentlich hinter den drei übrigen zurück. Bei den Blumenblättern (Fig. 4) ist die bei Cistus schon sichtbare Verschiebung ebenfalls vorhanden. Wie ein Mikrotomschnitt durch eine ganz junge Blüte zeigt, fallen je zwei Petala über Sepalum 1 und 3 und das fünfte vor den Zwischenraum zwischen Sepalum 3 und 5. Mit den Petalen alternierend treten dann wie bei Cistus die ersten fünf Stamina auf und in den Zwischenräumen zwischen ihnen fünf weitere. Damit ist bei Helianthemum der erste Komplexquirl geschlossen, ihm folgen alternierend bzw. supraponiert weitere zehnzählige. Dabei ist zu bemerken, daß, wie auch bei Cistus, zwar die ersten zwei fünfzähligen Staminalwirtel simultan angelegt werden, die Glieder der folgenden

Wirtel aber ohne Regelmäßigkeit auftreten, so daß man wohl in räumlicher, nicht aber in zeitlicher Hinsicht von Wirteln reden kann. Die Anlage dieser Stamina erfolgt jeweils da, wo zwischen den bereits vorhandenen Anlagen der Blütenboden tangential weiter an Ausdehnung gewonnen hat. Mit der geringeren Vielzähligkeit der Quirle gegenüber Cistus mag im Zusammenhange stehen, daß bei ungefähr gleicher Größe der ersten Staminalanlagen der Blütenboden bei Helianthemum erheblich kleiner ist; unter den gleichen Gesichtspunkt, nämlich den der Reduktion, ist dann auch die Tatsache zu bringen, daß bei Cistus die Karpiden in Fünfzahl, bei Helianthemum nur zu dreien angelegt werden. In beiden Fällen ist die verbleibende Blütenbodenmitte durch die Sporophylle ganz aufgebraucht, im einen Fall durch fünf Karpiden und anschließende zwanzigzählige Staminalwirtel, im anderen durch drei Karpiden und zehngliedrige Staubblattkreise.

Bevor wir uns der Betrachtung der noch weiter reduzierten Cistineen zuwenden, mögen hier die Darstellungen und morphologischen Deutungen früherer Autoren Erwähnung finden.

1. Die Stellung der Petalen betreffend:

Payer gibt sie als alternisepal an. Spach als nicht genau mit den Sepalen alternierend. Eichler erklärt: „Wenn sich die drei inneren Kelchblätter schon vor Anlage der Krone stark verbreitern, so mußte der beste Platz für die Entstehung der Petalen über den drei zwischen ihnen befindlichen Lücken sein", für die übrigen wäre dann der meiste Raum über den Sepalen 4 und 5, was aus seiner Fig. 90 *A* ersichtlich sei. Damit nimmt Eichler eine nicht simultane Entstehung der Krone an, denn nur so wäre es möglich, daß sich die zwei Petalen über Sepalum 4 und 5 nach den drei anderen richten. Eine sukzedane Kronenanlage ist aber nicht zu ersehen. Wenn wir nun die noch zu besprechenden Cistineen betrachten, so sehen wir am Ende der aufzustellenden Reihe in Lechea eine Form, bei der mit Ausnahme des Kelches, der fünfzählig und dem von Helianthemum gleich ist, alle übrigen Blütenglieder und somit auch die Blumenblätter auf die Dreizahl reduziert sind. Es ist naheliegend bei Cistus und Helianthemum das Anfangsstadium eines Vorganges zu sehen, den Čelakovsky als negatives kollaterales Dédoublement bezeichnet und in anderen Fällen oft nachgewiesen hat. Wir hätten also unter mehr oder minder fortgeschrittener Loslösung der zwei äußeren Sepalen und der damit verbundenen Reduktion des Kelches schon bei Cistus und Helianthemum ein entsprechendes Zusammenrücken je zweier Glieder

des nächst höheren Gürtels vor die Zwischenräume der ausfallenden Glieder, die dann bei Lechea zur völligen Verschmelzung geführt hat.

2. Androeceum.

Payer nimmt zwei Kreise an, einen zuerst angelegten episepalen, der nicht dédoubliert, und einen dédoublierenden epitalen. Auf diesen letzteren wäre dann die Vielzahl der Stamina zurückzuführen. Eichler nimmt auf Grund weiter unten zu besprechender anatomischer Verhältnisse Dédoublement des episepalen Kreises an. Hofmeister faßt die Entwicklungsgeschichte des Cistineenandroeceums als Beispiel auf für Einschaltung neuer Blätter unterhalb bereits gebildeter, Goebel weist darauf hin, daß Blütensprosse durch die Begrenztheit ihres Wachstums prinzipiell von vegativen Sprossen verschieden sind, und daß bei einem begrenzten Sproßsystem nicht immer das embryonale Gewebe als Vegetationspunkt am Gipfel der Achse zu liegen braucht, vielmehr auch als Gürtel unter demselben vorhanden sein kann, daß aber kein Grund vorliegt, Dédoublement eines oder zweier Blütenkreise anzunehmen, da der vorliegende Entwicklungsgang nur Einen der mehreren Entwicklungsmöglichkeiten darstellt. Čelakovsky endlich wendet sich desgleichen gegen Eichler's und Payer's Forderung eines positiven Dédoublements, indem er hinweist, daß es ein befremdliches Mißverhältnis wäre, wenn fünf epipetale oder fünf episepale — je nach der Ansicht Payer's oder Eichler's — Stamina für ganze Blätter gelten sollten, alle übrigen, die ganz ebenso entstehen und aussehen, als Abschnitte von fünf Gliedern eines zweiten Quirls. Wenn Čelakovsky so einesteils gegen die Eichler-Payer-Pax-Auffassung auftritt, so fügte er, nicht zufrieden mit der Hofmeister-Goebelschen nur entwicklungsgeschichtlichen Angabe noch eine phylogenetische Interpretation hinzu. Wie auch Goebel geht er von der Ansicht aus, daß die angiospermen Blüten sich von hochpolyandrischen Formen ableiten. Statt indes den im Cistineentyp auftretenden Entwicklungsgang als Einen der möglichen und mehreren Entwicklungsgänge, den eine polyandrische Blüte nehmen kann, anzusehen, betrachtet er ihn bereits unter dem Gesichtspunkte der Reduktionserscheinung, indem nach ihm nur die rein akropetale Anlegungsfolge, wie sie zum Beispiel bei den Papaveraceen auftritt, als phylogenetisch alt anzusehen wäre. Nach ihm herrschten dann innerhalb der Cistineenblüte zwei Entwicklungstendenzen, eine junge, die zur Reduktion drängt und der gemäß statt zahlreicher Kreise nur einer gebildet wird und eine ursprüngliche Tendenz, die die Polyandrie noch aufrecht erhält. Das Resultat des Tendenzenwettkampfes wäre dann die vorauseilende Anlage des inneren Kreises, die sukzessive Verspätung der unteren Kreise.

Eine wesentliche Stütze für die Annahme einer phylogenetisch-jungen Bildungstendenz sieht Čelakovsky darin, daß der oberste Kreis, der dieser Tendenz zufolge allein übrig bleiben soll, in normaler Alternanz mit den Petalen und Karpiden auftritt. Es ist indes dieser Beweis nicht stichhaltig. Anlagen, die räumlich voneinander soweit entfernt auftreten, können, aber müssen nicht die Alternanzgesetze einhalten; das wird im folgenden noch öfters gezeigt werden; darauf hat auch schon Goebel hingewiesen. Wenn weiterhin angenommen wird, daß sich der Cistineentyp phylogenetisch vom Papaveraceentyp ableitet, so ist diese Ansicht überhaupt durch nichts gestützt. Es ist vielmehr gar nicht wahrscheinlich, daß Oligandrie aus Polyandrie mit akropetaler Entwicklungsfolge nur auf dem Umweg über Polyandrie mit zentrifugaler Organanlage zustande kommen kann; vielmehr wird unten zu zeigen sein, daß sich Oligandrie direkt von akropetal sich entwickelnden polyandrischen Blüten entweder durch Primordienbildung (Myrtaceae) oder durch alleinige Anlage der sonst zuerst entstehenden Stamina (Papaveraceae, Agrimonia, Malvaceae) ableiten läßt.

Zuletzt möge noch die Leitbündelanordnung Erwähnung finden, um hier, wie oft noch im Verlauf der Arbeit zu zeigen, daß der Strangverlauf zur Beurteilung morphologischer Verhältnisse nicht geeignet ist. Darauf haben Goebel und Čelakovsky vielfach und nachdrücklich hingewiesen; auch Eichler sieht in der Gefäßbündeldifferenzierung nur „ein sekundäres Moment, das durch die Disposition und Ausbildung der Phyllome sowie durch die Konfiguration der Achse bedingt wird." Nichtsdestoweniger wendet er im Falle von Cistus und Helianthemum dennoch die anatomische Methode zur Bekräftigung seiner Dédoublementtheorie an; er findet bei Cistus acutifolius fünf kräftige alternipetale und fünf schwache epipetale Leitbündel, bei Helianthemum ledifolium fünf ebenfalls kräftig entwickelte alternipetale Bündel, aber die epipetalen nur vereinzelt angelegt, um bei Helianthemum vulgare ganz zu schwinden. Aus diesen Tatsachen schließt Eichler auf einen bei Cistus dédoublierenden alternisepalen Staubblattkreis und einen einfachen epipetalen, — entgegen der entgegengesetzten Annahme Payer's —, bei Helianthemum dagegen würde das Androeceum aus einem einzigen alternipetalen Kreise bestehen, wie auch aus seiner Fig. 90 *B* hervorgeht.

Nun zeigt die Entwicklungsgeschichte des Androeceums sowohl bei Cistus als auch bei Helianthemum — und hierin stimmen sämtliche Autoren: Payer, Hofmeister, Goebel und meine Untersuchung überein, daß nach den fünf alternipetalen fünf epipetale Stamina angelegt werden. Was entsprechend der Eichler'schen Theorie aus den letzteren

bei Helianthemum werden soll, ist nicht abzusehen. Sie müßten ihr zuliebe wieder verschwinden, was sie indess nicht tun, da sie bis in ziemlich alte Entwicklungsstadien deutlich verfolgbar sind. Wenn sie jedoch im einen Fall ein eigenes Leitbündel besitzen, im anderen sich dem benachbarten alternipetalen anschließen, so ist das durchaus nicht befremdend. Wir werden später bei Tilia wieder finden, daß sich die Stränge der einzelnen Glieder einer Organkategorie, hier der Petalen, immer, und gewöhnlich im gleichen Drehungssinn, denen der Nachbargruppe einfügen. Daß aber abgesehen davon zwei ganz gleiche Entwicklungsvorgänge, wie sie doch bei Cistus und Helianthemum im wesentlichen vorliegen, im einen Fall auf Dédoublieren zweier Staminalkreise, im anderen nur auf Dédoublement eines Kreises zurückzuführen sein sollen, ist schon von Haus aus recht unwahrscheinlich.

Wir wenden uns wieder der Betrachtung der Cistineenreihe zu, und zwar der der reduzierten[1]) Formen.

Dem oben geschilderten polyandrischen Helianthemumtyp steht nahe Helianthemum ledifolium (Fig. 5). Die ersten Entwicklungsstadien verlaufen gleich: fünf alternipetale Stamina als erste Anlagen, fünf epipetale in den Zwischenräumen; tiefer folgt auf dem mehr kegelförmig gewölbten Vegetationspunkt ein mehr oder minder zehnzähliger Wirtel. Das Auftreten seiner Glieder erfolgt da wieder zuerst oder ausschließlich, wo vor den 10 Erstlingsstaubblättern der verhältnismäßig größte Raum zur Verfügung steht. Damit ist die Anlage des Androeceums vollendet. Die Karpiden stehen über den drei großen Sepalen.

Wenn hier noch die Fünfzahl im Androeceum die herrschende ist, ist es bei Helianthemum salicifolium (Fig. 6 und 7) auf die Dreizahl reduziert. Drei Stamina stehen zwischen den später angelegten Karpiden und im Interstitium der ersteren ein bis zwei weitere Staminalanlagen, je nach dem zur Verfügung stehenden Raum; mit ihnen alterniert ein weiterer, ungefähr ebensoviel zähliger Staminalkreis. Damit ist auch hier die Organanlage vollendet. Die drei Karpiden alternieren wieder, wie bei den meisten Helianthemum-Arten mit den drei großen Sepalen; im übrigen dürfte in dieser Hinsicht bei H. ledifolium und salicifolium nicht besondere Konstanz herrschen, nicht einmal innerhalb der Blüten einer Pflanze, wenigstens bei dem mir vorliegenden Herbarmaterial.

1) Daß es sich bei der Annahme einer Reduktion tatsächlich um eine solche handelt, beweist hier, wie in den übrigen Familien, wo gleichfalls von reduzierten Formen zu sprechen sein wird, die Tatsache, daß überall nur noch die sonst zuerst auftretenden Glieder erhalten bleiben.

Wenn wir bisher innerhalb des Gynoeceums die Dreizahl erreicht finden, desgleichen bei H. salicifolium auch schon innerhalb des Androeceums, wenn der Kelch bei einigen Cistus-Arten und bei Helianthemum der Dreizahl zuneigt und das jeweilige Zusammenrücken je zweier Petala vor einem gehemmten Sepalum auf das Wirken der gleichen Reduktionstendenz auch innerhalb der Krone hinweist, so kommt sie auch was die Petalen betrifft, ganz zur Geltung bei:

Lechea.

Sehen wir von den zwei äußeren kleinen Sepalen ab, die hier gleichfalls ganz aus dem Verband gelöst sind, so liegt bei L. Drummondii (Fig. 8 und 9) eine völlig dreizählige Blüte vor. Alternierend mit den drei großen Sepalen treten die drei Blumenblätter auf. Hoch über ihnen, aber trotzdem in Alternanz die drei ersten Stamina auf dem kegelförmig hochgewölbten Vegetationspunkt; zwischen ihnen etwas tiefer je ein bis zwei Stamina und stellenweise noch einige weitere alternierende Anlagen. Epipetal wird das Gynoeceum angelegt.

Damit ist die Reduktionsmöglichkeit innerhalb der Gattung noch nicht abgeschlossen. Nach Eichler hat Lechea thymifolia nur noch drei alterni- und drei epipetale Stamina, Lechea mexicana nur noch deren drei episepale. Wenn Eichler die Mehrzahl der Stamina bei Lechea Drummondii wieder auf Dédoublement zurückführt, so ist dies wieder so unbewiesen, wie bei den übrigen Cistineen. Wir sehen nirgends etwas von Spaltung einer sonst nur ein Organ liefernden Anlage, vielmehr ist da, wo zwei Stamina an Stelle eines auftreten, infolge intensiveren Tangentialwachstums des Blütenbodens von vornherein der Raum erheblich größer, als da, wo nur eine Anlage erfolgt. Wir müssen annehmen, daß vielmehr im letzteren Falle das geringe Wachstum des Vegetationskegels auf die Anlage der Organe beschränkend einwirkt.

Hypericaceae. (Taf. II.)

Innerhalb dieser Familie sind zwei entwicklungsgeschichtliche Typen zu unterscheiden: Der eine entspricht im wesentlichen dem bei den Cistineen geschilderten, der andere stellt ein Reduktionsprodukt des ersteren dar, indem die Staubblattbildung auf einzelne Sektoren des Blütenbodens beschränkt ist.

Brathys.

Brathys prolifica mag als Beispiel des ersten Entwicklungsganges angeführt sein. Nach Anlage des Kelches, der nach zwei Fünftel entsteht, treten die Petalen auf, die schon ansehnliche Größe erreichen,

noch ehe auf dem kuchenförmigen fünfeckigen Blütenboden die ersten Staminalanlagen sichtbar sind (Fig. 4). Diese beginnen mit einem Komplexquirl von 15 Gliedern, fünf episepalen und im Zwischenraum je zwei epipetalen (Fig. 1). Welche von ihnen zuerst angelegt werden, konnte nicht entschieden werden, da das vorliegende Herbarmaterial zu wenig ganz junge Entwicklungsstadien enthielt. Die folgenden Stamina sind bei weitem nicht mehr so regelmäßig angelegt, als dies bei den polyandrischen Cistineen der Fall war. Auch übertreffen ihre Quirle, soweit sich überhaupt ihre Zusammengehörigkeit feststellen läßt, den ersten Staubblattkreis an Zahl fast um das Doppelte. Dies erklärt sich, indem einesteils die Größe ihrer ersten Anlagen etwas hinter der der Erstlingsstamina zurücksteht, anderenteils: während bei den polyandrischen Cistineen die Erstlingsstamina dem Rande des kuchenförmigen Blütenbodens sehr nahe, die übrigen an der zum Rande fast vertikal aufsteigenden Böschung stehen, so daß alle Kreise übereinander angeordnet sind, kommen bei Brathys prolifica sämtliche Kreise nebeneinander zu liegen, indem sie auf dem zwischen den Karpiden und den Petalen befindlichen Staminalwall angelegt werden. Dabei ist klar, daß entsprechend dem jeweils größeren Umfang der einzelnen Ringe auch in jedem Ring jeweils mehr Stamina zur Anlage kommen. Verhältnismäßig früh schon ungefähr gleichzeitig mit Auftreten der ersten Staubblätter treten die drei Karpiden in Erscheinung.

Der hiermit geschilderte Entwicklungsgang stimmt mit den Angaben Payer's nicht überein. Er gibt fünf Primordien an, die erst getrennt angelegt, schließlich ineinander verschmelzen sollen. Da nun die Primordien auf Fig. 20 seiner Taf. I epipetal, auf Fig. 21 jedoch episepal stehen, so mag, da ja von den Primordien bei meinen Untersuchungen überhaupt nichts zu sehen war, wohl im ganzen ein Irrtum vorliegen. Übrigens geht aus meiner Fig. 1 deutlich hervor, daß die ersten 15 Stamina ziemlich gleichzeitig angelegt werden, was aus ihrer ungefähr gleichen Größe leicht zu erschließen ist. Bei Payer indes entstünden nach seiner Fig. 21 die episepalen lange vor den anderen; auch schritte von ihnen aus die Entwicklung lateral und zentrifugal fort, was wiederum unrichtig ist. Zuletzt sei noch darauf hingewiesen, daß eine derartige Fülle von Staubblättern, wie sie Payer's Fig. 23 zeigt und seine Fig. 21 schon vermuten läßt, auch bei den mir zur Verfügung stehenden ausgewachsenen Blüten bei weitem nicht nachzuweisen war. Es müßten nach Payer's Zeichnungen 700 bis 800 Stamina vorhanden sein, was bei so kleinen Blüten, wie sie die Brathys-Arten besitzen, schon von vornherein unmöglich ist. Man

vergleiche beispielshalber die unten zu besprechende Lecythidacee Couroupita, die wirklich eine Gesamtzahl von ungefähr 500 Stamina aufweist. Hier ist aber die Knospe schon bei Anlage der ersten Glieder in ihrem Durchmesser gut so groß, als die fertige Brathysblüte.

Neben polyandrischen Blüten, wie sie die eben geschilderte Art vertrat, enthält die Gattung Brathys innerhalb der Sektion Spachium auch stark reduzierte Formen, von denen Brathys Drumondii als Beispiel erwähnt sei (Fig. 2 und 3). Ebenso wie der Vegetationspunkt bei den oligandrischen Cistineen kegelförmige Gestalt annahm, gegenüber der kuchenförmigen, die er bei den polyandrischen Formen gezeigt hatte, so geht der Blütenboden auch bei den oligandrischen Brathys-Arten von der kuchenförmigen der polyandrischen Arten, in die kegelförmige Form über. An ihm entstehen nach Anlage der Kelch- und Blumenblätter in ziemlicher Höhe über den letzteren und ihnen supraponiert die ersten Staminalhöcker, unter ihnen je ein bis zwei weitere Anlagen.

Wenn so die reduzierten Formen durch Unterdrückung der letzten Wirtel direkt sich von den polyandrischen ableiten, so ist damit die Entwicklungsmöglichkeit nicht erschöpft, vielmehr gibt es, wie einleitend erwähnt, einen zweiten Reduktionsmodus innerhalb der Familie der Hypericaceen, den der Abfelderung in sterile und fertile Partien des Blütenbodens, deren letztere seit Payer den Namen Primordien führen. Die Gattung

Hypericum

zeigt einen derartigen Entwicklungsgang.

A. Pentagyne Arten.

H. lysimachioides und H. calycinum (Fig. 5). Nach Anlage des nach zwei Fünftel entstehenden Kelches ist der Blütenboden halbkugelig gewölbt; auf ihm entstehen alternierend mit den Kelchblättern fünf Höcker, die im Laufe der Entwicklung schnell an Umfang zunehmen, während unter ihnen fünf weitere Erhebungen auftreten, die Anlagen der Petalen. Etwas später auf den ihnen supraponierten Höckern erscheinen die ersten Stamina, erst eines oben in der Mitte, dann daran anschließend je eines links und rechts und alternierend damit zwei weitere eine Reihe tiefer, bis im weiteren Verlaufe der Entwicklung schließlich jedes Primordium mit Anlagen voll besetzt ist. Noch ehe dies vollendet ist, treten episepal die fünf Fruchtblätter auf. Indem zuletzt die Insertionszone der Stamina der einzelnen Primordien etwas wächst, bilden sich die schon den noch nicht entwicklungsgeschichtlich arbeitenden Botanikern bekannten Adelphien.

B. Sektion Androsaemum.

Der eben geschilderte Entwicklungsgang ist im wesentlichen der gleiche, bei Androsaemum officinale, nur daß die Karpiden hier in Dreizahl angelegt werden. Dies leitet über zu den

C. trigynen Hypericum-Arten,

von denen H. perforatum (Fig. 6) untersucht wurde. Nach Anlage des Kelches, die wie bei den vorgenannten Hypericum-Arten erfolgt, treten auf dem etwas über halbkugeligen Blütenvegetationspunkt drei Höcker auf, je einer über Sepalum 4 und 5, der dritte über dem Zwischenraum zwischen Sepalum 1 und 3. Der Vegetationspunkt hat jetzt die Form einer flachen oben abgestumpften dreiseitigen Pyramide mit sphärischen Flächen. Hierauf werden etwas tiefer die fünf Petalanlagen sichtbar, während gleichzeitig die drei Höcker entsprechend an Größe zunehmen, doch so, daß die vor Spalum 4 und 5 stehenden den dritten an Umfang ein gutes Stück übertreffen. Hierauf tritt überall auf jedem Primordium in der Mitte das erste Stamen in Erscheinung, dem sich die übrigen in der oben geschilderten Weise anschließen.

Neben diesen Formen, bei welchen der sterile Sektor sich nicht weiter mehr an der Ausbildung der Blüte beteiligt, ist bei den Sektionen Elodes, Elodea, Triadenia und Adenotrias zwischen den Staminalgruppen ein Nektarium eingeschaltet. Wenn wir die Entwicklungsgeschichte von H. aegyptiacum und dem unten noch zu besprechenden H. Elodes betrachten, so treten die Nektarienanlagen erst lange nach der der Stamina auf. Ob sie als Teile des Androeceums anzusehen sind oder nicht, ist nicht zu entscheiden. Wenn man sie unter diesem Gesichtspunkt betrachtet, ist jedenfalls daran festzuhalten, daß sie nicht ein einzelnes Staminodium darstellen, sondern eine ganze sterile Partie des Blütenbodens, dafür sprechen entschieden die zahlreichen Leitbündelrudimente (Fig. 9). Daß derartige Partien doch schließlich auf die Bildung nur eines einzigen Staminodiums rückgebildet werden können, dafür dürften die Gattungen Vismia, Psorospermum und Haronga sprechen, deren Entwicklungsgeschichte zu untersuchen allerdings nicht Gelegenheit gegeben war.

Wenden wir uns nochmals zu den trigynen Hypericum-Arten, so liegt der Gedanke nahe, die zwei größeren der drei Staminalgruppen entsprächen jeweils je zweien der pentagynen Arten. Dies scheint in der Tat um so wahrscheinlicher, als erstens die Gruppe zwischen Sepalum 1 und 3 schon in der Anlage kleiner ist als die beiden Gruppen vor Sepalum 4 und 5, als ferner erstere genau über einem Petalum

steht, während die beiden anderen sich über deren je zwei hin erstrecken. Daß diese Größendifferenz nicht nur im ersten Entwicklungsstadium durch eine etwa nicht simultane Entstehung der drei Primordien zu erklären ist, sondern, daß sich ihre Doppelnatur auch im ausgewachsenen Zustand in der Zahl der auf den einzelnen Primordien plazierten Stamina ausdrückt, erhellt aus folgenden Durchschnittszahlen:

	K 5	K 4	K 1/3
Hypericum perforatum	22	23	16
„ aegyptiacum	18	18	10
„ Elodes	5	4	3

Das zwischen den Gruppen vor Sepalum 4 und 5 auch kleinere Ungleichheiten herrschen können, entspricht der bei Agrimonia noch eingehender zu besprechenden ungleichmäßigen Ausbildung der einzelnen Blütensektoren; sie möge an Hypericum perforatum demonstriert sein:

K 4: 23, 22, 22, 21, 32, 19, 28, 24, Durchschnitt: 23
K 5: 22, 24, 16, 22, 22, 20, 23, 26, „ 22
K 1/3: 18, 19, 16, 12, 19, 13, 19, 16, „ 16

Wenn so schon der Vergleich der normalen Blüten und deren Entwicklung die Annahme einer Verschmelzung von je zwei Staminalgruppen wahrscheinlich macht und ihre enge Beziehung zu den Karpiden deutlich hervortritt, so dienen folgende abnorme Fälle noch zu weiterem Beweis:

1. Androsaemum officinale, das bei drei Karpiden normal fünf Staminalgruppen besitzt, zeigte an im Spätherbst — Mitte Oktober — 1916 abgenommenen sehr jungen Blüten in zwei Fällen Verschmelzung je zweier Staminalgruppen, einmal vor Sepalum 4, das andere Mal vor Sepalum 5. Die anderen drei Gruppen waren jedesmal wie in gewöhnlichen Fällen normal ausgebildet.

2. Umgekehrt zeigte eine junge Blüte von Hypericum aegyptiacum (Fig. 8) statt der gewöhnlichen Dreizahl der Karpiden deren vier, und zwar vor Sepalum 1, 3, 5, und zwischen Sepalum 2 und 4, und im Zusammenhange damit auch wieder Auseinanderweichen der Staminalgruppe vor Sepalum 5 in zwei getrennte Partien, die dann wie bei den pentagynen Formen vor die zwischen Sepalum 2 und 5 und Sepalum 3 und 5 stehenden Petalen fielen, wobei folgende Zahlen in den einzelnen Gruppen vorhanden waren:

K 1/3: 8,
K 4: 14,
K 3/5: 8,
K 2/5: 9.

Damit dürfte für die trigynen Hypericum-Arten eine tatsächliche Verschmelzung der ursprünglich fünf getrennten Abschnitte — natürlich nur phylogenetisch gedacht — erwiesen sein. Payer selbst hat einer solchen Deutung bereits zugeneigt, ohne sie jedoch klar auszusprechen oder zu beweisen, Eichler dagegen hat sie als unnötige Fiktion zurückgewiesen.

Am Ende der zu betrachtenden Hypericaceenreihe sei endlich noch Hypericum Elodes erwähnt (Fig. 7). Hier unterbleibt die Bildung von Primordien. Die wenigen Stamina treten auf, nachdem sich der Blütenboden an den entsprechenden Stellen also vor Sepalum 1/3, 4 und 5 leicht gegen die Peripherie vorgewölbt hat, indem je einem mittleren Stamen sich links und rechts je eines anreiht, wozu schließlich nach außen zu vor Sepalum 4 und 5 je ein viertes entsteht. Gleichzeitig mit den letztgenannten Staminalanlagen tritt dann noch vor der dem Kelchblatt 4 benachbarten Hälfte von Sepalum 2 ein weiteres Staubblatt auf. Ob es als Rest eines epikarpiden Teiles des Androeceums, für dessen ursprüngliche Existenz ja auch die Nektarien sprechen, aufzufassen ist, oder ob dieses Stamen nur als Hinweis der ursprünglich kräftigeren Entwicklung der Staminalgruppe, wie sie ja bei so vielen Hypericum-Arten jetzt noch erhalten ist, angesehen werden muß, vermag ich nicht zu entscheiden.

Im Verlaufe der hier gegebenen entwicklungsgeschichtlichen Schilderung wurde die Auffassung, deren Urheber Goebel ist, vertreten, daß die Primordien die uns hier zum ersten Male begegneten, um in vielen noch zu betrachtenden Familien sich wieder einzufinden, einem Reduktionsvorgang innerhalb der Blüte entsprechen. Die Fertilität, die noch bei Brathys den ganzen Blütenboden umspannte, hat sich hier auf einzelne Sektoren beschränkt, die gegenüber den sterilen Partien im Wachstume gefördert sind.

Payer, Eichler, Baillon und viele andere sehen indes in den Primordien die Primitivanlagen eines einzigen, sich mannigfach verzweigenden Staubblattes, wobei sie sich nicht darum kümmern, wie die Art der Verzweigung, die in den meisten Fällen nicht der von vegetativen Blättern entspricht, zu rechtfertigen und zu erklären wäre. Dieser Frage trat dann Hofmeister näher; auch er faßt derartig entstehende Staminalanlagen auf als zurückführbar auf zusammengesetzte Staubblätter. Der Umstand, daß dann aber die Teilblättchen, hier also die einzelnen Stamina, nicht nur wie sonst bei den Blättern an deren Rande entstehen, sondern auch über die ganze Bauchfläche sich

hinziehen, ist Hofmeister am Festhalten seiner Ansicht nicht hinderlich; vielmehr erklärt er unter Hinweis auf die Teilblättchen der Stamina composita von Hypericum und anderen, „es beschränke sich die Einschaltung neuer Sprossungen in (über oder unter) die Lücken gleichartiger zuvor gebildeter Sprossungen eben nicht allein auf Seitenachsen und Blätter". Es fragt sich jedoch, ob wir eine derartige Bildung, wie sie die Primordien darstellen, denn wirklich als homolog mit der Primitivanlage eines Stamens bezeichnen dürfen. Wenn in der ganzen Entwicklungsgeschichte der vegetativen Blätter schon kein Beispiel existiert, daß die Blattabschnitte auf der gesamten Bauchseite entstehen, wohl aber diese Verzweigungsart für als an Achsen stattfindend, charakteristisch ist, worauf schon Goebel hinwies, so ist dies ja durch Hofmeister, indem er den Fall eben als Beispiel für einen derartigen Verzweigungsmodus fixiert, scheinbar wiederlegt; daß er aber eben doch nur bei dieser Sorte idealistischer Staubblätter vorkommt, diese Tatsache läßt sich auch mit der scheinbaren Erklärung Hofmeister's nicht aus der Welt schaffen. Daneben fällt dann die Größe der Primordien gegen die Zurückführung auf eine einzige Organanlage sehr ins Gewicht. Wir werden später bei den Malvaceen sehen, daß die Primitivanlagen der einzelnen Staubblätter, die sich dann ja wirklich noch in je zwei monothezische Hälften teilen, genau an Größe der einer normalen Staminalanlage entsprechen. Das ist aber nicht bei den Primordien von Hypericum und den übrigen der Fall. Vielmehr ist hier der Raum, den das Primordium unmittelbar vor Anlage der ersten Stamina einnimmt, genau ebenso groß, als der Raum, den die Stamina beanspruchen würden, wenn sie nicht auf Primordien ihre Anlage fänden. Schließlich ist noch zu erwägen, daß die Art der Entstehung genau die gleiche ist, wie bei Brathys oder den Cistineen, nur mit dem Unterschied, daß sie statt dort ringsum gleichmäßig zu erfolgen, hier von fünf bzw. drei Mittelpunkten ausgeht.

Was zuletzt die Auffassung Čelakovsky's betrifft, so ist sie wieder wie bei den Cistineen rein phylogenetischer Natur. Die Primordien sind nach ihm ein Zeichen einer gegenüber Cistus noch mehr fortgeschrittenen Reduktionstendenz; diese setzt wieder statt der vielen Kreise nur deren einen, während die ursprünglichere Tendenz nachträglich auf eine Vielzahl der Glieder hinarbeitet; diese aber sind im Gegensatz zu Cistus, wo sie noch gleichmäßig verteilt waren, hier bei Hypericum eben infolge der größeren Wirkungskraft der jungen Tendenz bereits um die — natürlich nur gedachten — fünf Glieder des einen übrigbleibenden Kreises geschart. Wenn das Androeceum hier epi-

petal steht, während es doch mit den Petalen alternieren sollte, da es ja nur auf einen Kreis zurückzuführen ist, so wäre dieser Umstand durch einen episepalen Schwindekreis zu erklären, wie er sich ja bei Vismia und anderen jetzt noch findet. Mit ihm, als der Idee nach, auch bei Hypericum noch vorhanden, sollten dann auch die epipetalen Staminalgruppen alternieren.

Daß derartige Spekulationen vom phylogenetischen Standpunkte aus berechtigt sind, mag zugegeben werden; unsere tatsächliche Einsicht in die Gestaltungsvorgänge, die sich innerhalb des Vegetationspunktes abspielen, und die schließlich den uns jetzt zugänglichen Blütentyp liefern, fördern sie um keinen Schritt. Wenn man nachweist, daß, während jetzt nur noch ein epipetaler Staminalkreis vorhanden ist, früher auch ein episepaler vorhanden war und jetzt sich noch bei verwandten Arten angedeutet findet, so ist damit noch nicht erklärt, warum sich gerade der epipetale erhalten hat, unseren landläufigen Alternanzbegriffen entgegen; vielmehr fragt es sich, wie die Verhältnisse am Vegetationspunkt gestaltet sind, und ob etwa von hier aus auf den Grund der Erhaltung gerade z. B. eines epipetalen Staminalkreises geschlossen werden kann.

Derartige Zusammenhänge zwischen Vegetationspunkt und Organgruppierung sind nun, gerade was unseren Fall betrifft, tatsächlich einzusehen: Entweder stehen nämlich die epipetalen Staminalanlagen so hoch über den Petalen, daß eine Beeinflussung von seiten der letzteren nicht zu erwarten ist; das ist z. B. bei Brathys Drummondii der Fall, wo ja dann in absteigender Reihe noch die Glieder des zweiten Kreises eingeschaltet werden. Oder aber, wir können das, was wir als sektoriale Aufteilung des Blütenbodens innerhalb der vom Androecum beanspruchten Blütenregion kennen lernten, sich auch noch auf die Petalregion erstrecken sehen. Wenn nun tatsächlich, wie bei Hypericum die Primordien zeitlich vor den Petalen sichtbar werden, entgegen der Angabe Payer's, der die allerersten Stadien wohl übersehen hat, so ist wohl schon dadurch der Gedanke nahegelegt, daß, da die Primordien nun doch als Partien des Blütenbodens, auf denen das Wachstum vorzugsweise stattfindet, anzusehen sind, sie auch noch die Petalen in sich einschließen. Dies wird durch die Gestalt des Vegetationspunktes noch wahrscheinlicher gemacht. Er ist bei den pentagynen Hypericaceen nach Anlage des Kelches eine fünfseitige oben abgestumpfte Pyramide mit sphärischen Flächen, bei den trigynen eine dreiseitige mit analoger Ausbildung. Die Flächen enthalten die Primordien und mit ihnen die Anlagen für Petalen und Staubblätter. Diese Ansicht findet dann noch eine Be-

stätigung in den Angaben Pfeffer's, der die Petalen als dorsale Abschnitte der supraponierten Staminalbündel betrachtet. Wenn Eichler dies mit Hinweis auf die trigynen Hypericum-Arten unwahrscheinlich findet, so ist demgegenüber festzuhalten, daß hier ja je ein großes Primordium je zweien der pentagynen Arten entspricht, und daß der Annahme durchaus nichts im Wege steht, daß sie ihrer Doppelnatur gemäß basalwärts je zwei Petalen abgliedern, während sie im Staminalteil unter dem Einfluß der drei Karpiden gleichfalls an der Dreizahl festhalten.

Schließlich sei noch auf die anatomischen Verhältnisse bei Hypericum eingegangen. Dabei ist derjenigen Staminalgruppen Erwähnung zu tun, die, wie z. B. bei Hypericum aegyptiacum bis hoch hinauf verwachsen sind; daß der hier sehr langgestreckte Phalangenträger auf Streckung der Staminalinsertionszone zurückzuführen ist, wurde schon hervorgehoben; dabei hat innerhalb des Trägers jedes Stamen sein eigenes Leitbündel, deren Gesamtheit sich erst unter dem Blütenboden in der noch zu schildernden Weise vereinigt. Aus der Selbständigkeit der einzelnen Leitbündel jedes Stamens innerhalb des Trägers ist deutlich zu ersehen, daß nach Anlage der einzelnen Stamina keines eine weitere Spaltung erfahren hat, wie das bei den einzelnen Malvaceen-Staubblättern der Fall ist, wo auch ihrer Entstehung gemäß von je zwei monothezischen Staubblättern noch vor Eingang in den Staminaltubus die Bündel in eins zusammengehen.

Indes sei ausdrücklich betont, daß zur Beurteilung blütenmorphologischer Fragen nur dann anatomische Verhältnisse in Betracht gezogen werden dürfen, wenn sie sich auf Teile, die über dem Blütenboden sind, beziehen. Fusionen, die sich unterhalb desselben vollziehen, kommen für morphologische Deutungen nicht in Betracht.

Das spricht sich deutlich im Strangverlauf der Hypericum-Arten aus, der nach van Tieghem bei Hypericum calycinum folgendermaßen gestaltet ist: fünf episepale Bündel, die nur den Kelch versorgen, zwischen ihnen fünf alternisepale; diese teilen sich in drei Stränge, deren mittlerer die Petalen innerviert, während die zwei seitlichen in die Staminalprimordien eingehen; hier geben sie einen weiteren Ast ab, der sich mit dem entsprechenden des nächsten Bündels vereint, um die Karpiden zu versorgen. Wer hier die Konsequenzen aus der anatomischen Methode zieht, muß den Kelch als homolog mit der Summe der drei übrigen Blütenelemente ansehen, wobei also je ein Petalum, eine Staminalgruppe und zwei Hälften zweier benachbarter Karpiden je ein Glied des zweiten Blütenkreises repräsentieren. Daß vor solchen Annahmen auch die hitzigsten Anhänger der anatomischen Methode zurückschrecken werden, ist wohl aber doch kaum zu bezweifeln.

Tiliaceen. (Taf. III.)

Indem wir mit

Corchorus

beginnen, stellen wir in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht die Verbindung her mit den beiden bisher betrachteten Familien, indem deren Anfangsglieder, Cistus und die polyandrischen Helianthemumarten einerseits und andererseits die polyandrischen Brathys-Arten hinsichtlich des Androeceums sich im wesentlichen wie Corchorus verhalten.

Nach Anlage von Kelch und Krone ist der Blütenboden von Corchorus torquipes (Fig. 1 und 2) flach aufgewölbt; nahe seinem Rande erscheinen erst fünf episepale, dann fünf epipetale Stamina. Wo dann zwischen diesen zuerst wieder das tangentiale Wachstum des Blütenbodens einsetzt, da treten auch die ersten weiteren Stamina auf, schließlich weitere zehnzälige Quirle bildend, bis nach Anlage von ungefähr 50 Staubblättern die Entwicklung abgeschlossen ist, nachdem schon vor Auftreten der letzten Stamina die zwei Karpiden angelegt waren.

Ähnlich verhält sich Corchorus capsularis (Fig. 3). Nur kommt es hier nach Bildung der ersten fünf episepalen und fünf epipetalen Stamina höchstens noch zur Anlage eines, meist jedoch nicht mehr vollzähligen zehngliedrigen Quirls. Die Karpiden werden zu zweimal fünfen angelegt, erst mit den fünf ersten Staubblättern alternierend, also epipetal, dann noch fünf weitere alternipetal.

Bei der Betrachtung der Cistaceen und Hypericaceen ist zwischen der Zahl der Karpiden und der Anordnung der Stamina meist eine mehr oder minder enge Beziehung festgestellt worden; eine sehr enge bei den Angehörigen der trigynen Hypericum-Gruppen, indem sofort mit einem Zahlenwechsel im Gynoeceum auch ein solcher innerhalb des Androeceums auftrat, eine weniger ausgeprägte Beziehung bei den Cistaceen, wo die polyandrischen Helianthemum-Arten trotz der Dreizahl des Gynoeceums doch im wesentlichen gleiche Staminalanordnung innehielten wie die pentagynen Blüten von Cistus und wo sich von Cistus gelegentlich Blüten mit sechs Karpiden fanden, ohne daß im Androeceum sich eine entsprechende Änderung vollzogen hätte. Immerhin war auch hier gegen Ende der Reihe bei Helianthemum salicifolium und den Lechea-Arten dennoch die Beziehung wieder eine deutliche, wie auch innerhalb der ganzen Reihe die Reduktion der Karpidenzahl Hand in Hand ging mit der Verringerung der Staminalzahl. Dies scheint nun bei Corchorus gerade in das Gegenteil umgeschlagen zu sein, der geringen Karpidenzahl entspricht

eine hohe Staminalzahl und umgekehrt. Vielleicht liegt Korrelation zwischen Gynoeceum und Androeceum hier insoferne vor, als für beide eine bestimmte Baustoffmenge zur Verfügung steht, die im einen oder anderen Fall bald dem männlichen, bald dem weiblichen Teil der Blüte zur Verfügung steht, immer also zu einer entsprechenden Schwächung der einen der beiden Sporophyllkategorien führen muß. Dies scheint um so naheliegender, wenn wir die Größe der ausgewachsenen Blüten vergleichen. Diese ist bei beiden untersuchten Corchorus-Arten nicht sehr verschieden, wenn schon die Blüten von Corchorus capsularis die kleineren sind; daß aber eine ansehnliche Verringerung der Blütengröße innerhalb der Cistaceenreihe ausgehend von den großen Blüten von Cistus bis zu den kleinblütigen der oligandrischen Helianthemum- und Lechea-Arten vorliegt, steht sicher außer Frage. So hätten wir also in einem Fall eine innerhalb einer ganzen Familie sich ständig steigernde Reduktion des gesamten, einer Blüte zur Verfügung stehenden Baumaterials, im anderen eine nur wechselnde Verteilung einer im wesentlichen gleich großen Baustoffmenge.

Es ist noch einmal auf die Entwicklungsgeschichte kurz einzugehen, da in betreff derselben von Payer falsche Angaben vorliegen, denen er übrigens keine Figuren als Beweis beifügt! Nach ihm würde sich der Blütenboden in fünf episepale Primordien aufteilen, auf welchen dann das Dédoublement ohne besondere Regelmäßigkeit stattfinden soll. Abgesehen davon, daß die Primordienbildung nach den oben geschilderten Untersuchungen überhaupt nicht stattfindet, ist es auch schon von vornherein unwahrscheinlich, daß die Anlage der einzelnen Stamina ohne Regelmäßigkeit erfolgt, so daß die ganzen Angaben über Corchorus auf Unrichtigkeiten zu beruhen scheinen.

Wie sich die polyandrischen Brathys-Arten zu Hypericum verhalten, so Corchorus zu:

Sparmannia.

Sparmannia africana (Fig. 4 und 5). Nach Anlage des Kelches und der Krone treten auf dem Blütenboden vier episepale Höcker auf, die durch vier epipetale Furchen voneinander getrennt sind um bald darauf selbst wieder durch vier weitere, weniger tiefe episepale Furchen in zwei Hälften geteilt zu werden, so daß vor Anlage der Staubblätter der Vegetationspunkt in acht gleich große, leicht aufgewölbte Felder aufgeteilt ist. Auf ihnen entstehen dann in zentrifugaler Reihenfolge die einzelnen Stamina, erst je eines auf jedem Feld, dann links und rechts je ein zweites und drittes und damit alternierend drei weitere und so fort,

wobei die letzten Anlagen ganz allmählich von Staubblättern zu Staminodien übergehen. Die vier Fruchtblätter kommen über die vier episepalen Furchen zu liegen, während über den ersten epipetalen Furchen keine Organanlage erfolgt.

Daneben wurden mehrfach Fälle beobachtet, wo an Stelle eines episepalen Fruchtblattes deren zwei auftraten, die dann über die Interstitien der Kelch- und Kronblätter zu liegen kamen, wobei dann auch jedesmal die Halbierung der davorstehenden Primordien unterblieb. Wenn im geschilderten Falle wieder ein ganzes Viertel des Blütenbodens fertil wird, so mag dies wohl als Beweis angesehen werden, daß der Blütenboden zwar im allgemeinen und unter den gewöhnlichen Bedingungen an bestimmten Stellen steril bleibt. Ändern sich diese Verhältnisse, so kann auch die Sterilität aufgehoben oder beschränkt werden. Nehmen wir im Normalfall, also bei vier Karpiden und acht sterilen Staminaltälern, an, daß eine bestimmte Menge von Baustoffen zur Verfügung steht, so wird im Spezialfall, sobald ein Plus von Baumaterial gegeben ist, was sich ja in unserem Fall in der gesteigerten Zahl der Karpiden ausdrückt, auch die Sterilität des Blütenbodens wieder aufgehoben werden können, was hier innerhalb eines Blütenviertels auch tatsächlich stattfindet. Die Anlage der einzelnen Stamina erfolgt dann in entsprechender Weise von einem Mittelpunkt aus. Erst ein Stamen episepal, je eines links und rechts anschließend und damit alternierend und supraponiert weitere Teilkreise über die ganze Bauchfläche des Primordiums hinweg.

Im Zusammenhang mit diesem Fall, der deutlich zeigt, wie gewöhnlich sterile Partien des Blütenbodens unter geeigneten Bedingungen wieder in fertile übergeführt werden können, mag erwähnt sein, daß Verfasser mehrfach umgekehrt versucht hat, im allgemeinen ringsum fertile Blütenböden teilweise in sterile überzuführen, so bei Corchorus, Cistus und anderen. Jedoch ist bei der außerordentlichen Kleinheit der Vegetationspunkte jeder Versuch mißlungen. Doch mag der Fall von Sparmannia, indem er ein Experiment der Natur selbst darstellt, genug beweisen, daß ein prinzipieller Unterschied zwischen fertilen und sterilen Abschnitten des Blütenbodens nicht besteht; ein solcher aber müßte bestehen, wenn die Primordien nicht fertile Sektoren des Blütenbodens, sondern, was die Anhänger der Dédoublementstheorie behaupten, bereits Organanlagen darstellten.

Übrigens mag der letzhin erwähnte Fall, in welchem die Karpidenzahl mehr als vier beträgt, die Verschiedenheit der oben gegebenen Schilderung und der Ergebnisse der Payer'schen Unter-

suchung erklären. Auch er findet zwar ursprünglich vier episepale Primordien, ohne dann aber von deren weiterer Teilung noch etwas zu erwähnen, noch ist auch aus den beigefügten Abbildungen etwas zu entnehmen. Dagegen ist bei ihm das Gynoeceum sechszählig, zwei mediane und vier diagonale Karpiden, wobei die letzteren dem oben erwähnten Ausnahmefall entsprechen würden. Daß aber die Staminalfeder, die nach Payer nur vier sind, sich ganz gleichmäßig verhalten sollten, gleichgültig, ob ein Fruchtblatt über ihrer Mitte oder zwei links und rechts davon stünden, ist schon von vornherein unwahrscheinlich.

Tilia.

Die Zahl der Glieder im Androeceum dieser Gattung ist ziemlichen Schwankungen unterworfen, die durch Versuche im Sommer 1916 noch gesteigert wurden.

Von den untersuchten Arten sind die dekapetalen mit ungefähr 45 Staubblättern die reichstentwickelten, wobei allerdings, wie schon der Name andeutet, die fünf erstangelegten Stamina petaloide Umbildung erfahren haben.

Tilia spectabilis (Fig. 6). Nach Anlage der alternisepalen Kronblätter treten auf dem in der Mitte leicht eingesenkten Blütenboden fünf epipetale Höcker auf, die in ihrem basalen Teil allmählich ineinander übergehen, nicht aber ringsum scharf abgesetzt sind, wie das Payer angibt. Noch vor Anlage des ersten Stamens sinken die Höcker mitten stark ein, so daß jetzt nur noch eine fünfmal nach innen und ebenso oft nach außen geschwungene Schlangenlinie sich über dem halbkugelig gewölbten Blütenboden hinzieht, die vor den Sepalen mit dessen Rand zusammenfällt, während sie vor den Blumenblättern am meisten der Blütenmitte nahekommt. Von hier aus beginnt dann jeweils die Anlage der Stamina. Erst je eines genau epipetal, dann links und rechts je ein weiteres usf. und absteigend, bis vor den Sepalen die von links und rechts oben herkommenden Stamina allmählich den letzten Platz auf dem fertilen Bande ausfüllen. Payer's Fig. 16 bis 19 der Taf. IV entsprechen vollkommen der Wirklichkeit; wie er aber mit den scharfbegrenzten Primordien seiner Fig. 15 plötzlich die Verhältnisse der folgenden Figuren erreichen will, ist nicht abzusehen.

Bei Tilia ulmifolia besteht das Androeceum gewöhnlich aus 30 Gliedern; davon befinden sich 5×5 auf dem mittwärts gerichteten Bandteil, je eines genau vor den Sepalen. Diese letzteren sehr oft, und vereinzelt auch je eines von den untersten der je fünf anderen

Stamina völlig zu unterdrücken, oder auf staminodiale Stummel zu reduzieren ist durch Entblättern von Zweigen gelungen (Fig. 7 rechts vor Pet. *d*).

Die experimentellen und entwicklungsgeschichtlichen Ergebnisse, kurz zusammengefaßt, zeigen uns: Es sind keine scharf begrenzten Primordien vorhanden, vielmehr ist der fertile Teil des Blütenbodens ein ununterbrochenes, auf- und absteigendes Band. Rückbildung tritt am ehesten genau über den Kelch- und Blumenblättern auf: Dort durch völligen Abort, hier durch petaloide Umbildung. Die auf alle Fälle fertilen Stellen fallen über die Interstitien zwischen Kelch- und Blumenblätter.

Es erübrigt die Frage, wie und ob das für Tilia geschilderte Androeceum von dem für Corchorus geschilderten Verhältnissen abzuleiten und wie es überhaupt aufzufassen ist. Payer, Hofmeister, Eichler und andere sehen in den epipetalen Gruppen fiederförmig sich verzweigende Staubblätter und in den genau episepalen Staubblättern die Vertreter des episepalen Staminalkreises, die, wo sie in Mehrzahl vorhanden sind, gleichfalls auf Dédoublement zurückzuführen seien. Auch Goebel ist in seiner vergleichenden Entwicklungsgeschichte 1883 noch in betreff der epipetalen Gruppen der gleichen Ansicht wie die obengenannten Autoren. Čelakovsky leitet die Verhältnisse bei Tilia von denen bei Sparmannia ab, was für ihn möglich ist, indem er sich nur auf die Untersuchungen Payers stützt und nur episepale Staminalgruppen annimmt; indem deren Glieder jeweils nach links und rechts auf den Rand rücken, entstehen so bald innen bald außen die bei Tilia bekannten sterilen Täler. Die Ableitung ist indes nicht annehmbar, da sie sich ja auf falsche Angaben stützt, ganz abgesehen davon, daß sie auch sonst schwer verständlich wäre; denn wo die bei Sparmannia fehlenden intraprimordialen Stamina, die besonders bei den dekapetalen Linden reichlich vertreten sind, herkommen sollten, ist gar nicht abzusehen.

Doch fragt es sich, ob nicht die Verhältnisse bei Tilia genau so wie die von Sparmannia vom Typ, wie ihn die polyandrischen Corchorus-Arten darstellen, sich ableiten lassen (Fig. 8). Stellen wir uns vor, daß der erste Reduktionsschritt in nächster Umgebung der Karpide erfolgt, so ist dies leicht zu verstehen, da die letzteren ja an und für sich Zentren der Baustoffansammlung darstellen und so leicht den Blütenbodenpartien unmittelbar vor sich Baustoffe entziehen können. Es bleiben dann fünf alternikarpide Staminalfelder mit zentrifugaler Staminalentwicklung, die unter sich noch dadurch, daß die epikarpiden Radien basalwärts noch fertil sind, durch einige Glieder verbunden sind.

Indem von dem bisher intakt gebliebenen alternikarpiden Staminalgruppen die zuletzt angelegten Glieder abortieren, käme schließlich die für Tilia charakteristische Staminalordnung zustande. Diese Ableitung hat insoferne viele Wahrscheinlichkeit für sich, als sie mit der ersten Entwicklungsgeschichte übereinstimmt. Wir sehen dort, wie zuerst diejenigen Partien des Blütenbodens im Wachstume hinter den übrigen zurückbleiben, die unmittelbar vor den später durch die Karpiden zu besetzenden Stellen liegen. Dieser Zeitpunkt entspricht unserem konstruierten Zwischenglied; hier wie dort sind die übrigen Teile des Blütenbodens noch fakultativ fertil. Im weiteren Verlauf der Entwicklung wird dann auch der basale Teil der bisher noch im Wachstum geförderten Sektoren gehemmt. Die Organanlage bleibt auf das Schlangenband beschränkt, jetziger Tiliatyp.

Kehren wir nach diesen phylogenetischen Spekulationen wieder zu den reellen Tatsachen zurück, so ist schließlich noch der Leitbündelverlauf bei Tilia zu erwähnen.

Tilia spectabilis und ulmifolia. Von den Plazenten und den Karpiden gehen 10 Bündel abwärts, um sich bald zu einem geschlossenen Ring zu vereinigen; an ihn schließen sich zunächst die Bündel der fünf obersten Staminalglieder an, während die der übrigen Stamina sich zu einem episepalen Bündel vereinigen, das jeweils von der einen Seite den Petalenstrang aufnimmt, um später auch noch mit dem Sepalenbündel zu verschmelzen. Während die Petalleitbündel dabei gewöhnlich die gleiche Richtung innerhalb einer Blüte einhalten, fanden sich Exemplare, bei welchen ein Staminalbündel von links und rechts ein Petalbündel aufnahm, während das nächste dafür gar keines enthielt; gewiß ein deutlicher Beweis, wie nichtssagend die anatomischen Verhältnisse in morphologischer Hinsicht sind.

Anders als der für Tilia spectabilis und ulmifolia eben mitgeteilte Leitbündelverlauf scheint nach den Angaben van Tieghems der von Tilia microphylla sich zu verhalten: fünf alternisepale innere Bündel für die Staubblätter und fünf äußere episepale für das Perianth, die sich dreiteilend die Kelchblätter und die einander zugekehrten Hälften von je zwei Blumenblättern versorgen. Inwieweit die Angaben, die mit meinen Untersuchungsergebnissen an den obengenannten Tilia-Arten nicht übereinstimmen, der Wirklichkeit entsprechen, konnte nicht nachgeprüft werden, da von Tilia microphylla kein Material zur Verfügung stand. Merkwürdig aber auf alle Fälle ist, wie van Tieghem seinen Befund zur Stütze seiner „anatomischen Methode“ benützen will. Es müßten ja hier ein Kelchblatt und die jeweils entsprechenden Hälften

zweier an das Kelchblatt anschließenden Blumenblätter je ein Glied eines Kelchkronblattquirls bilden!

Bombaceae. (Taf. V, Fig. 5.)

Bombax.

Dem Tiliatyp entspricht im wesentlichen Bombax malabarica (Fig. 5). Auch hier zieht ein schlangenförmiges, bald ein- bald auswärts gewundenes Band über den Blütenboden, nur mit dem Unterschied, daß die inneren Kurven über den Sepalen zu liegen kommen und die Karpiden dementsprechend epipetal stehen. Die Stamina sind fast bis zur Insertionsstelle zweigeteilt, wobei die Teilhälften monothezische, jedoch sehr große hufeisenförmige Antheren tragen. Von den Staminalleitbündeln geht jeweils das allerinnerste in den Kreis der von den Karpiden- und Plazentensträngen gebildet wird, während die übrigen zu 10 in den Interstitien zwischen Kelch- und Blumenblättern verlaufenden Bündeln sich vereinigen. Die in den ausgewachsenen Blüten vorhandene hohe Staminalröhre, dürfte wohl ähnlich, wie bei den unten zu besprechenden Malvaceen durch nach Anlage der Stamina erfolgendes Wachstum des Staminalringes zu erklären sein. Die Entwicklungsgeschichte von Anfang an zu verfolgen, war wegen Mangels an Material nicht möglich.

Malvaceae. (Taf. IV.)

Malva.

Malva silvestris (Fig. 4). Nach Anlage der Kelchblätter und vor Auftreten der Blumenblätter werden auf dem in seiner Mitte leicht eingesenkten Blütenboden über den Kelchblattinterstitien fünf leicht aufgewölbte Primordien sichtbar, die sehr bald darauf durch eine ungefähr alternisepale Furche in zwei Hälften geteilt werden. Damit ist der Blütenboden abgefeldert in 10 erhabene Partien, auf denen später die Staminalanlage erfolgt und in 10 tieferliegende schmälere Furchen. Dabei sind von den 10 fertilen Sektoren, die wir im folgenden, da sie über den Interstitien zwischen Kelch- und Blumenblättern liegen, als die interradialen bezeichnen wollen, im Gegensatze zu den 10 genau über Kelch- und Kronblattmediane fallenden epiradialen, fünf im Wachstum gefördert. Auf ihnen erfolgt die Anlage der fünf ersten Stamina, während fünf weitere auf den fertilen Nachbarsektoren zustehen kommen. Die übrigen noch folgenden Stamina entstehen dann in basipetaler Anlegungsfolge, oft um eines mehr auf den oben als gefördert bezeichneten interradialen Sektoren, wobei nach

Bildung von 25 bis 30 Gliedern die Anlage des Androeceums vollendet ist.

Was die Entwicklungsgeschichte der pentandrischen Malva parviflora betrifft, so ist sie wie auch die von Malva silvestris und rotundifolia bereits durch die Untersuchungen Goebels bekannt. Doch soll sie, auf eigene Arbeiten gestützt, wegen der mit dieser Art vorgenommenen Experimente kurz wiederholt werden. Primordienbildung findet hier nicht statt, vielmehr wölbt sich der ganze Rand des Blütenbodens leicht auf, um dann an den Stellen, die bei Malva silvestris die geförderten Sektoren darstellen, fünf Stamina zu tragen; indem sie jedoch besonders gegen die episepalen Radien zu an Ausdehnung gewinnen, ist ihre Stellung schließlich eine annähernd episepale (Fig. 6). Neben diesen beiden extremen Vertretern der Gattung Malva sei schließlich noch Malva crispa als Zwischenglied erwähnt, bei welcher gewöhnlich auf allen 10 interradialen Sektoren je ein Stamen vorhanden ist.

Angesichts der hiermit aufgestellten Formenreihe fragt es sich, was als die ursprünglichere Ausbildung gelten soll. Dabei ist die Antwort, daß die polyandrischen Arten den Ausgangspunkt der Reihe darstellen, bereits von Goebel gegeben worden. Als Stütze dient, daß es einerseits bei Malva crispa ausnahmsweise Blüten gibt, welche weniger als 10 Staubblätter besitzen, wobei die verkümmerten Stamina den normalerweise später angelegten entsprechen, also den weniger bevorzugten der 10 interradialen Sektoren angehören, während bei Malva parviflora in manchen Fällen auch mehr als fünf Stamina gefunden wurden, indem auch die normal nicht reproduktiven interradialen Sektoren wieder zur Bildung von Organen schritten. Wenn schon durch die hiermit angeführten Mittelbildungen die Ableitung der Malva parviflora von polyandrischen Malven hinreichend gestützt ist, so kann sie durch folgende Beobachtungen und Experimente als bewiesen betrachtet werden:

1. Bei Malva parviflora fanden sich an den Stellen, die den bei den übrigen Arten schwächeren Interradien entsprechen, in vielen Fällen Leitbündelrudimente (Fig. 5).

2. Entblätterte und außerdem noch durch Insektenfraß geschädigte Pflanzen von Malva rotundifolia, die normal ungefähr ebensoviel Staubblätter als Malva silvestris besitzt, trugen Blüten, die neben Übergangsformen zum Teil bis auf fünf Staubblätter, also wie bei Malva parviflora reduziert waren.

3. Während unterernährte Pflanzen von Malva parviflora in den ersten Blüten einer Infloreszenz bisweilen auch noch mehr als fünf,

sogar bis 10 Staubblätter enthielten, um im allgemeinen jedoch die Fünfzahl aufzuweisen, ließen sich umgekehrt bei sehr kräftigen und guternährten Pflanzen fast durchwegs Blüten mit mehr als fünf, nicht selten sogar 10 Staubblättern finden.

Dabei ist, was die Ausbildung der einzelnen Stamina betrifft, eine ununterbrochene Reihe aufzustellen, angefangen von normal sich in zwei monothezische Hälften teilenden Staubblättern bis zu solchen, die mit nur einem kleinen, wenige Pollenkörner enthaltenden Pollensack ausgestattet waren. Eine sehr häufige Übergangsform, die sowohl oft bei den nur pentandrischen als auch sonst bei stark polyandrischen Formen, hier aber bei den zuletzt angelegten Staubblättern vorkommt, ist, daß diese Staubblätter sich nicht mehr in zwei monothezische Teilstücke (Fig. 8*a*—*c*) spalten. Dabei können die Antheren normaldithezisch oder nur monothezisch mit jedesmal doppelt so großen Pollensäcken sein, wobei auch hier wieder Zwischenformen bestehen, indem der eine Pollensack durch steriles Gewebe wieder in zwei Hälften getrennt wird, die dann an Größe dem eines normalen Pollensackes einer monothezischen Staubblatthälfte entsprechen.

Wenn die unter 1. bis 3. aufgeführten Tatsachen, die sich auf Untersuchungen an mehr als 200 Blüten stützen, somit auch experimentell die Ableitung der Malvaceenblüten von polyandrischen als begründet erweisen, so ist diese Ansicht, wie oben erwähnt, ja bereits von Goebel vertreten worden. Es erübrigt indes, nochmals zurückzukommen auf die in der erwähnten Abhandlung von 1886 wiedergegebene Interpretation der Staminalgruppen, da sie nach persönlichen mündlichen Mitteilungen jetzt vom Autor nicht mehr vertreten wird.

Goebel ging damals von den Verhältnissen bei Tilia aus. Die fünf Primordien entsprächen hier wie dort fünf Blattanlagen, die später auftretende epipetale Furche der Blattmediane. Wenn bei einzelnen Malvaceen die Furche die Primordien nicht in zwei gleiche Hälften teilt, so mochten assymmetrisch ausgebildete vegetative Blätter, wie z. B. die der Ulme ein Analogon abgeben. Doch liegt im ganzen kein Grund vor, die Primordien als Primitivanlagen von Blättern im einen oder im anderen Falle anzusehen. Dies im einzelnen nochmals zu begründen, mag unter Hinweis auf das, was bei den vorher besprochenen Familien und besonders bei Tilia in bezug auf die Primordien ausgeführt wurde, unterbleiben. Hier sei nur noch darauf aufmerksam gemacht, daß sowohl im Falle von Tilia, als bei den Malvaceen ein Punkt wesentlich gegen die Annahme der verzweigten Staubblätter spricht: daß die Verzweigung schon auf dem Blütenboden selbst

erfolgen müßte, während sie in vegetativen Fällen doch erst vor sich geht, nachdem das sich verzweigende Blatt bereits mit seinen Rändern sich frei über seine Abstammungsachse erhoben hat.

Damit kehren wir zur Entwicklungsgeschichte der noch zu besprechenden Malvaceen zurück. Entspricht bei den bisher besprochenen Malva-Arten die das Androeceum liefernde Ringzone in ihrer ursprünglichen Breite nur der einer einzigen Staminalanlage (Fig. 4), so daß bei zentrifugal erfolgender Anlage der Staminalglieder fast gleichzeitig auch erst der Raum für sie geschaffen werden muß, so ist bei den folgenden Gattungen schon vor Anlage der Stamina der Platz für mehrere Anlagen hintereinander vorhanden.

Gossypium.

Gossypium herbaceum (Fig. 1). Vor Anlage der einzelnen Stamina teilen den breiten Staminalgürtel fünf episepale und fünf weitere epipetale Furchen in 10 flach aufgewölbte Felder; durch vor den Kelchblättern kräftig einsetzendes Tangentialwachstum rücken später die fertilen Partien jeweils über den Sepalen weiter auseinander als über den Kronblättern. Gleichzeitig werden in basipetaler Reihenfolge die einzelnen Stamina angelegt, je fünf bis sieben auf jedem der 10 Felder. Bei einer Blüte (Fig. 2) ist es gelungen, Staubblattbildung auch auf den in der Regel sterilen epiradialen Tälern zu finden; dabei stehen die Anlagen da, wo verhältnismäßig der meiste freie Raum zur Verfügung ist: basalwärts in den episepalen und breiteren Zwischenräumen.

Hibiscus.

Hibiscus trionum mit je zwei und drei Staubblattanlagen auf jedem Sektor steht in seiner Entwicklung wieder Formen, wie Malva silvestris, sehr nahe; was auch aus den Angaben Schroeter's für Hibiscus vesicarius der Fall zu sein scheint. Während nach Payer die mehr polyandrischen Hibiscus syriacus und illicifolius mit der fast horizontal erfolgenden Staubblattanlegung auf breitem Staminalgürtel den Verhältnissen bei Gossypium entsprechen.

Goethea.

Daß indes die von vornherein breitere Ausbildung des Staminalringes nicht in direkter Beziehung mit gesteigerter Polyandrie steht, zeigt, einesteils die von Goebel untersuchte Althaea rosea, wo trotz ursprünglich schmalen Staminalgürtels sehr viele Stamina gebildet werden, anderenteils die Urenee Goethea strictiflora (Fig. 3), wo bei einer

Staminalzahl von je zwei und drei Staubblättern über jeden Sektor doch von vornherein ein breiter Staminalwall vorhanden ist.

Diese Verhältnisse, wie sie Gossypium und Goethea bilden, sind besonders instruktiv zur Widerlegung der Ansichten derjenigen, die, wie z. B. Schroeter, das Malvaceen-Androeceum zurückführen auf kollaterales und seriales Dédoublement der epipetalen Anlagen. Es ist diese Annahme bereits von Goebel unter Hinweis auf die Verhältnisse bei Althaea rosea abgewiesen worden, indem an der Hand von Längsschnitten gezeigt wurde, daß die Anlage des obersten Stamens an Größe nur einen Bruchteil der übrigen Staubblätter ausmacht, während, wenn das Dédoublement serial verliefe, erst zwei annähernd gleich große Anlagen entstehen müßten, von denen sich dann die unteren durch horizontale Furchen weiterspalteten. Daß dem sicher nicht so ist, zeigen neben dem oben aufgeführten Fall ohne weiteres deutlich auch die Verhältnisse bei Gossypium und Goethea. Der breite Staminalwall bietet auf seinen 10 leicht aufgewölbten Feldern schon bei Anlage der ersten Stamina Raum für mehrere Glieder hintereinander.

Noch ist die Leitbündelanordnung zu erwähnen, weil auch sie wieder eine Stütze der Dédoublementstheorie sein sollte. Es sollen sich nämlich die epipetalen Anlagen derartig kollateral gespalten haben, daß sich die Bündelhälften noch jeweils vor einem Petalum ihre Holzteile zukehren, die eben nur durch die Spaltung auseinandergerückt seien. Das erste trifft nun tatsächlich zu, der gefolgerte Schluß jedoch beruht auf einer ungenauen Beobachtung. Wie der in Fig. 7 abgebildete schematische Querschnitt durch den Staminaltubus von Lavatera zeigt, stehen die Stamina eines Interradius, ihrer zentrifugalen Entstehung gemäß sämtlich hintereinander, doch so, daß die von ihnen gebildeten Reihen mit den Blütenradien ungefähr einen Winkel von 45° bilden. Das ist auf das vor den Sepalen kräftig einsetzende Wachstum zurückzuführen. Da die Holz- und Siebteilgrenze jedes Bündels senkrecht zu den Blütenradien steht, so muß bei tangentialer Verschiebung der einzelnen Stamina jeweils der Siebteil des oberen jedesmal seitlich vom Holzteil des nächst unteren Bündels zu stehen kommen, so daß tatsächlich von zwei Reihen jedesmal Holz- und Siebteil einander zugekehrt, bzw. abgewandt erscheinen.

Wenn somit für die Annahme weder kollateralen und serialen Dédoublements nach den Ansichten Eichler's und Schroeter's noch für Zurückführung auf zusammengesetzte Staubblätter im Sinne Hofmeister's irgendwelche positiven Beleggründe vorhanden sind, sondern aus den Untersuchungen hervorgeht, daß die Anlage jedes einzelnen

Stamens auch bei den Malvaceen vom Blütenboden selbst aus selbständig erfolgt, so fragt es sich bei den vielen gemeinschaftlichen Merkmalen, die die Columniferengruppe so eng verbinden, ob nicht auch für das Malvaceen-Androeceum irgendwelche nahe Beziehungen zu den Androeceen sonstiger Columniferen zu finden sind.

Dabei kann von den Verhältnissen bei Tilia ausgegangen werden. Es ist bei Besprechung dieser Gattung bereits erwähnt worden, daß vom Androeceum diejenigen Glieder am leichtesten zu Abort neigen, die genau in den epipetalen und episepalen Radien stehen. Für die ersteren wurde die Behauptung mit Hinweis auf die petaloiden Staminodien der dekapetalen Linden zu begründen versucht, für die letzteren experimentell an Tilia ulmifolia erwiesen. Was im Androeceum von Tilia sich bis zuletzt fertil erhält, sind die 10 interradialen Sektoren, die wir auch bei den Malvaceen als die normal einzig fertilen Sektoren wieder finden. Wenn gelegentlich dazwischenliegende Partien fertil werden, wie bei Gossypium, ist nur neuerdings bewiesen, daß, was wir als Primordien ansprechen, nur im allgemeinen geförderte Partien des Blütenbodens darstellen, daß aber Furchen und Primordien homologe Dinge sind: Sektoren des Blütenbodens.

Dabei kommen auch unter den Sektoren, die wir als in der Regel fertil bezeichnen, bereits Verschiedenheiten in der Förderung des Wachstums vor. Das beweisen bei den Malvaceen diejenigen Fälle, in welchen durch Vergrößerung von fünf Sektoren auf Kosten von fünf anderen, die Staminalreihen von ihrer ursprünglich interradialen Stellung wegverschoben sind, wobei die größeren Felder das erste und meist auch um ein Stamen mehr produzieren, während umgekehrt das bei einigen Arten nur beschränkt wachsende Feld bei anderen (vgl. Malva parviflora und experimentell reduzierte Malva rotundifolia) bis zur vollkommenen Sterilität herabgedrückt werden kann.

Sterculiaceae. (Taf. V, Fig. 1—4.)

In Hinsicht auf die Ausbildung des Androeceums ist die größte Reichhaltigkeit innerhalb der Gruppen der Buettnerieen und Dombeyeen vorhanden. Wir beginnen mit der Betrachtung der ersteren, weil sich von hier aus die diagrammatischen Verhältnisse fast aller übrigen Unterfamilien und deren Gattungen ableiten lassen.

Buettnerieae.

Theobroma Cacao (Fig. 2). Nach Anlage der Kelch- und Blumenblätter werden auf dem flachhalbkugelig gewölbten Vegetationspunkt

fünf epipetale Primordien sichtbar, während auf dem zwischen ihnen tieferliegenden übrigen Teil des Blütenbodens episepal die Anlage eines später zum Staminodium auswachsenden Organes auftritt. Dabei sind die Primordien, die im weiteren Verlaufe der Entwicklung je zwei Stamina tragen, von Anfang an doppelt so groß als die Staminodienanlage. Man hat die Primordien, der Ansicht Baillon's folgend, der Theobroma als erster untersucht hat, wieder als später dédoublierende Organanlage aufgefaßt, ohne dabei im mindesten zu berücksichtigen, daß genau wie in allen übrigen Fällen, das Primordium von Anfang an mit einem Umfange in die Erscheinung tritt, der gleich ist der Summe der später zu liefernden einzelnen Staminalanlagen. Es hätte gerade hier dieses Moment um so mehr in die Augen springen müssen, als innerhalb der Blüte von Theobroma das Staminodium, eben weil es nur ein Phyllom von Anfang an darstellt, auch nur halbe Größe des zwei Phyllome produzierenden Primordiums besitzt, und weil innerhalb derselben Unterfamilie bei Rulingia und Buettneria, das „nicht dédoublierende" epipetale Stamen bei seiner ersten Anlage gleichfalls nur die halbe Größe des Theobroma-Primordiums besitzt, während bei der Dombeyee Astrapaea Wallichii (Fig. 4), wo das Primordium fünf Stamina produziert, es auch gleich bei der ersten Anlage fünfmal so groß ist, als die Höcker, die im Zwischenraum zwischen den Primordien zum Staminodium sich ausbilden.

Was die übrigen Buettnerieen betrifft, so beginnt die Reihe hier wohl mit Androeceen, die, wie das von Glossostemon, Gruppen von je fünf bis sechs Staubblättern besitzen. Auch bei Theobroma sollen nach Baillon statt nur zweizählige bisweilen drei- bis vierzählige Staminalgruppen vorkommen; während umgekehrt bei Rulingia und Buettneria (Fig. 1) die Gruppen auf ein Glied reduziert sind; dabei stehen überall die fünf Karpiden alternierend mit den später angelegten fünf Staminodien.

Hermannieae und Helictereae.

Ähnlich wie die letzteren Gattungen verhalten sich die Hermannieen, nur daß bei Hermannia auch noch die Staminodienbildung unterbleibt, während bei den Helictereen die Reihe mit dreigliedrigen Staminalgruppen — Pterospermum — beginnt, um bei Helicteres wieder eingliedrig zu sein.

In entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht bieten die genannten Gruppen wenig Bemerkenswertes. Was die Supraposition von Petal- und Staminalgruppen betrifft, so sei auf die mannigfachen Erklärungen der

einzelnen Autoren hier nicht eingegangen, zumal sie, wie z. B. die von Čelakovsky auf ungenügende Kenntnis der Entwicklungsgeschichte aufgebaut sind. Vielleicht aber liegen hier ähnliche Verhältnisse vor, wie sie Goebel in seiner Abhandlung über gepaarte Blattanlagen innerhalb verschiedener Verwandtschaftskreise nachwies. Andererseits wurde ja auch bei Hypericum darauf hingewiesen, daß Petal- und Staminalanlagen aus einer gemeinsamen Partie des Vegetationspunktes hervorgehen. Zurückzuführen dürften beide Verhältnisse sein auf eine gemeinsame Baustoffansammlung unterhalb der die Petalen und Stamina liefernden Sektoren des Blütenbodens. Denn daß innerhalb der Blüten schon vor Auftreten der einzelnen Organanlagen die Baumaterialien, aus denen sie hervorgehen, wenigstens schon zum Teil vorhanden sind, hat der genannte Autor ja an Blütenständen von Filago nachgewiesen. Was unseren Fall betrifft, so wäre zwischen Hypericum und den einschlägigen Sterculiaceen der Unterschied nur der, daß die Baustoffansammlung, die unter dem Blütenboden sich vollzieht und Petal- und Staminalgruppen liefert, bei den Hypericaceen schon in der Anlage der für Blumenblätter und Staminalgruppen gemeinsamen Primordien sich ausdrückt, während sie bei den Sterculiaceen erst nach Anlage der einzelnen Organe nur in deren Supraposition sich zeigt.

Dombeyeae.

Daß innerhalb der Sterculiaceen die fertilen Staminalgruppen indes nicht immer über die Petalen zu liegen kommen, beweist Astrapaea Wallichii. Nach Anlage des Kelches und der Petalen ist der Blütenboden halbkugelig gewölbt, vor den Kelchblättern aber jeweils in der gleichen Drehungsrichtung gegen die Petalen verschoben, wölben sich dann fünf große kreisförmige Primordien auf, während in den Tälern zwischen ihnen ganz gegen die Blütenmitte zu, die Anlagen von fünf sich später petaloid entwickelnden Staminodien erscheinen. Weitere Staminalanlagen treten dann noch nahe der Primordien, aber gleichfalls in den Tälern, meist auf der einen Seite der Primordien auf, ohne daß sie jedoch auch nicht ab und zu auf beiden Seiten (Fig. 4 vor Sep. *a*) stehen könnten, was wohl das ursprüngliche Verhältnis darstellt. Auf den Primordien entstehen je fünf Stamina, erst zwei gegen die Blütenmitte zu, darunter wieder zwei und schließlich noch eines.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung schließen sich die Primordien-Stamina, die davon seitlich stehenden fertilen und auch die Staminodien

zu einer unten kurz verwachsenen Röhre zusammen. Wenn hier also ohne Unterschied sich alle zusammenschließen, so fragt es sich, wie denn ihre verschiedene Entstehungsart aufzufassen ist. Dabei ist es nun wieder das nächstliegende, die Primordien als nur bevorzugte Partien des Blütenbodens zu betrachten. Daß daneben auch die Täler imstande sind, Organe hervorzubringen, offenbart und ergibt sich aus der Anlage des jeweils sechsten und siebenten Stamens und der Staminodien. Daß aber an den Partien des Blütenbodens, die sich hier als tieferliegende Stellen zeigen, gegenüber den Primordien eine Reduktionstendenz herrscht, das spricht sich in folgendem aus: erstens die Täler bleiben gegenüber den Primordien im Wachstume zurück, zweitens, sie produzieren weniger Organe als die Primordien, drittens, auch diese sind bereits im Schwinden begriffen, was sich darin zeigt, daß die einen stets staminodial ausgebildet sind, während von den Fertilen meist nur noch auf der einen Seite der Primordien eines steht, die aber schließlich bei den von mir untersuchten Blüten hier und da auch ganz ausfallen können (Fig. 4 vor Sep. *b*), während sie in den Blüten, die Baillon zur Untersuchung vorlagen, überhaupt nicht vorhanden waren, da er hierüber nichts angibt.

Was schließlich die Verschiebung der Primordien seitlich vor die Sepalen betrifft, so ist sie dadurch zustande gekommen, daß von den zwei links und rechts von einem Primordium stehenden Staubblättern, die in kräftig entwickelten Sektoren noch vorhanden sind, meist je eines durch zu schwache Ausbildung des entsprechenden Sektorenflügels nicht mehr angelegt wird, und so durch die kräftigere Ausbildung des anderen das Primordium verschoben erscheint. Im Falle einer beiderseitigen Unterdrückung kommen dann genau wie bei Ausbildung von je einem linken und rechten Stamen die Primordien wieder genau episepal zu stehen (Fig. 4 vor Sep. *a* und *b*).

Von diesem letzterwähnten Falle ausgehend, ist dann die Brücke mit den übrigen Sterculiaceen hergestellt, nur das bei ihnen, wie oben ausgeführt, die fertilen Staminalanlagen epipetal stehen. Indem sich auch innerhalb der Dombeyeen die gleiche Reduktion der fertilen Staminalglieder vollzieht, finden wir eine Parallelreihe zu der oben für die Buettnerieen und Hermannieen aufgestellten: bei Dombeya Brucii und Pentapetes ist nämlich nach Eichler die Zahl der fertilen Stamina innerhalb einer Gruppe nur noch drei, bei verschiedenen Melhania-Arten ist sie schon auf 2—1 Stamen erniedrigt, bis bei Melhania tomentosa, wie auch oben bei Hermannia, auch noch die Staminodien unterdrückt werden.

Loasaceae. (Taf. VI und VII.)

Loaseae.

Den bei den Malvaceen aufgefundenen Verhältnissen entsprechen, worauf auch Čelakovsky hingewiesen hat, auch die der Loaseen. Das wesentliche ist wieder die Abfelderung des Blütenbodens in 10 fertile Interradien und 10 sterile Epiradien. Doch sind trotz völlig gleichen Endresultates der Gestaltung, die entwicklungsgeschichtlichen Anfangsstadien innerhalb verschiedener Gattungen nicht genau übereinstimmend und durch mehrere Autoren so mannigfach gedeutet worden, daß es, bevor auf allgemein leitende Gesichtspunkte weiter eingegangen werden kann, erst notwendig ist, die Entwicklungsgeschichte der einzelnen Gattungen zu betrachten.

Loasa.

Loasa triphylla (Fig. 1, 2 und 6) sei als erste untersucht, weil hier die Verhältnisse besonders klar und übersichtlich gestaltet sind. Auf dem flachgewölbten, in der Mitte leicht eingesenkten Blütenboden treten episepal fünf Furchen auf, denen fünf weitere epipetale folgen. Damit ist der Staminalteil des Blütenbodens in 10 breitere und leicht aufgewölbte Interradien und 10 schmale leicht eingesunkene Epiradien aufgeteilt. Jetzt erst erfolgt die Anlage der einzelnen Glieder des Androeceums; dabei erscheinen als die ersten 10 Anlagen, die der inneren Staminodien, jeweils auf der den Sepalradien zugekehrten Seite der interradialen Sektoren. Anschließend daran wird auf jedem Sektor ein Stamen angelegt, dem sich dann mehrmals je zwei weitere basalwärts fortschreitend anschließen, während gegen die Sepalradien zu nochmals je eine Anlage erfolgt, zu welcher dann genau episepal eine dritte sich gesellt, die zusammen zu den bei den Loaseen bekannten dreizähnigen staminodialen Schuppen verschmelzen.

Blumenbachia.

Blumenbachia Hieronymi (Fig. 4, 5, 7 und 8) bietet im wesentlichen gleiche Verhältnisse. Wieder erst fünf episepale Furchen, denen fünf epipetale folgen und den Blütenboden wie bei Loasa in 10 fertile Felder teilen. Gleich wie bei Loasa erfolgt auch die Anlage der zu Staminodien auswachsenden Gebilde. Wenn aber bei Loasa triphylla die 10 Interradien ganz gleichmäßig entwickelt waren, so sind bei Blumenbachia je fünf davon im Wachstume gegenüber den anderen gehemmt. Betrachtet man handpräparierte Blütenvegetationspunkte von Blumenbachia, so drückt sich diese Ungleichheit jeweils zweier von

episepalen Staminodien eingefaßter Sektoren schon dadurch aus, daß sich das erste Stamen des Plussektors vor das erste des Minussektors schiebt, wodurch die keilförmige Anordnung der fertilen Stamina zustande kommt gegenüber der rechteckigen bei Loasa triphylla; vergleicht man dann noch Mikrotomschnitte, so drückt sich die Förderung des einen Sektors noch um so deutlicher aus, weil hier die genaue Abgrenzung der zwei interradialen Partien besonders augenfällig ist.

Übrigens scheinen derartige Fälle einer ungleichseitigen Ausbildung von zwei benachbarten Sektoren auch bei anderen Arten von Loasa vorzukommen, wie sich aus Goebel's Figuren und Angaben über Loasa tricolor ergibt, während Loasa vulcanica sich bald wie Loasa triphylla, bald wie Blumenbachia und Loasa tricolor verhält.

Cajophora.

Betrachten wir den bisher festgestellten Entwicklungsgang, so mag es auffallen, daß die 10 zuerst angelegten Glieder des Androeceums schließlich nicht zu fertilen Staubblättern, sondern nur staminodial ausgebildet werden. Ein derartiger Vorgang ist zu begreifen, wenn wir annehmen, daß von den schon im allgemeinen geförderten Inderradien erst die episepal gewandten Flügel im Wachstume gefördert sind, während dann später das Verhältnis sich zugunsten der epipetal gewandten Flügel umkehrt. Das scheint nun tatsächlich auch bei Cajophora lateritia (Fig. 3) der Fall zu sein. Hier wird nämlich, indem die Staminodien sämtlich zuerst auftreten, jedesmal durch die Anlage der inneren Staminodien die ganze Fläche der fertilen Interradien bis auf ein kleines für die erste Staubblattanlage reserviertes Stück aufgebraucht und erst, nachdem jetzt petalwärts kräftiges Wachstum eintritt, werden die Existenzbedingungen für die fertilen Staubblätter geschaffen.

Umgekehrt liegen dann die Verhältnisse bei Loasa tricolor. Hier würden nach Goebel die epipetalwärts gewandten Flügel von vornherein die geförderten sein, indem schon vor Anlage der Staminodien die ersten Staubblätter entstehen; so daß sich also innerhalb der Linie Cajophora — Blumenbachia und Loasa triphylla — Loasa tricolor verfolgen läßt, wie die ursprüngliche Förderung episepaler Partien sowohl innerhalb der Entwicklung einer Art (vgl. Cajophora), als innerhalb der Reihe einer ganzen Unterfamilie mehr und mehr zugunsten der epipetalen Partien gehemmt wird.

Um jedoch zu Cajophora zurückzukehren, so ist der weitere Verlauf der Entwicklungsgeschichte bei gleichmäßiger Förderung der 10 Interradien der gleiche, als bei Loasa triphylla.

Was indes bei denen, die in den Primordien nicht nur geförderte Partien des Blütenbodens, sondern bereits die Primitivanlage eines dédoublierenden Organes sahen, zu vielen Hypothesen Anlaß gegeben hat, ist, daß bei Cajophora die erste Furche nicht episepal, wie bei Loasa und Blumenbachia, sondern epipetal verläuft. Dabei war, wenn man in einem Fall Dédoublement des epipetalen, im anderen Falle des episepalen Primordiums annahm, dennoch jedesmal das Endergebnis der Entwicklung das gleiche.

Racine hat angesichts dieser Verhältnisse zu dem Ausweg gegriffen, zwei Staminalkreise anzunehmen, wobei er mit Beziehung auf Loasa sagt, es würden sich die fertilen Stamina als ein einheitliches Primordium zeigen, zwischen welchen in den Tälern nachher die Staminodien entstünden, bei Cajophora dagegen würden die Primordien die sterilen Anlagen liefern, während die fertilen Staubblätter zwischen den Primordien hervorwachsen sollen. Daß derartige Erklärungen nur Machenschaften sind, um einer vorgefaßten Theorie auf die Beine zu helfen, liegt auf der Hand. Hier sei nochmals ausdrücklich festgestellt, daß mit Ausnahme der fünf episepalen Staminodien alle übrigen Glieder des Androeceums auf den 10 interradialen Feldern, die jedesmal der Hälfte eines ursprünglichen Primordiums entsprechen, angelegt werden.

Wenn sich Racine im weiteren noch gegen Goebel's angebliche mechanische Erklärung der Blütengestaltung wendet, indem er zeigen will, daß entgegen den überall gleichen Raumverhältnissen bald der eine, bald der andere Staminalkreis zuerst auftritt, so hätte er aus der Abhandlung Goebel's, gegen die er sich wenden will, zum mindesten soviel entnehmen müssen, daß der kritisierte Autor in den Primordien ja überhaupt nicht Glieder eines Kreises sieht, sondern nur im Wachstum bevorzugte Stellen des Blütenbodens, wobei sich das Verhältnis der Förderung im Laufe der Entwicklung wohl wieder verschieben oder aufheben kann. Was schließlich betrifft, daß die Gestaltung des Blütenbodens mit der Anlage und Vielzahl der Glieder nicht in Verbindung stehen soll, so ist aus Payer's, Goebel's und auch Racine's Figuren deutlich zu sehen, daß vor den Petalen, wo auch die Mehrzahl der Anlagen steht, der Blütenboden größere radiale Ausdehnung besitzt, als vor den Sepalen. Daß die Vielzahl von Organen allein durch Blütenbodenverhältnisse rein mechanisch bedingt ist, soll damit nicht behauptet werden; nur daß Förderung oder Hemmung von Sektoren gleichzeitig im Wachstume des Blütenbodens und in der Vielzahl der gelieferten Organe Ausdruck findet, liegt auf der Hand.

Was die noch zu besprechenden Loaseen-Gattungen

Klaprothia und Sclerothrix

betrifft, so ist auch hier die Trennung in fertile Interradien und sterile Epiradien eine deutliche. Dabei liefert bei Sclerothrix jeder Interradius je ein bis zwei fertile Stamina neben einem zuletzt angelegten Staminodium, während Klapprothia neben einem episepalen Staminodium etwas mehr interradiale Anlagen aufweist.

Der Leitbündelverlauf wurde an Loasa triphylla untersucht. Es vereinigen sich die Stränge, die von je zwei interradialen Staminalgruppen kommen, mit dem des mittleren episepalen Staminodiums zu einem gemeinsamen episepalen Hauptbündel, in welches etwas tiefer das mediane Kelchleitbündel einmündet. Das zweite und epipetale Leitungsgewebe besteht aus den von der Korolle kommenden Leitungsbahnen, denen sich auch jemals die seitlichen je zweier benachbarter Kelchblätter anschließen.

Bevor wir uns mit der Betrachtung der zweiten Unterfamilie, der Mentzelioideen, einem neuen Entwicklungstyp, nämlich dem der Rosaceen zuwenden, mag es angebracht sein, kurz zusammenzufassen, was die bisher betrachteten Familien Gemeinsames boten.

Bei einer bei allen Gattungen stets zentrifugalen Anlegungsfolge des Androeceums bieten Formen den Ausgangspunkt der Betrachtung, bei welchen die Staminalanlage ringsum gleichmäßig am Blütenboden erfolgt (polyandrische Cistaceen, Brathys, Corchorus). Davon können sich ableiten: einesteils, indem sich die Fertilität des Vegetationspunktes zwar ringsum gleichmäßig erhält, jedoch im ganzen zugunsten der bei polyandrischen Formen zuerst angelegten Glieder gemindert wird, Formen, wie sie die oligandrischen Cistaceen und Brathys-Arten darstellen. Daneben ist eine zweite Art der Reduktion sehr häufig: Die der Beschränkung der Staminalanlage auf einige geförderte Partien des Vegetationspunktes; diese können dabei entweder fast den ganzen Blütenboden einnehmen und nur schmale sterile Streifen zwischen sich freilassen (Sparmannia Hypericum), oder die Reduktion ist weiter fortgeschritten und hemmt neben der Bildung mehr oder minder stark besetzter Primordien ansehnliche Teile des Blütenbodens. Diese letzteren können dann im weiteren Verlauf der Entwicklung auch noch zur Bildung von Staminodien oder leicht abortierenden Stamina schreiten (Sterculiaceen, Loaseen). Oder sie bleiben normal ganz steril (Malvaceen).

Bezüglich des nunmehr zu betrachtenden Rosaceentyps, so ist schon einleitend erwähnt worden, daß sich hier wie beim Papaveraceentyp die Staminalanlage zentripetal vollzieht. Was uns aber zum Cistineentyp überleitet, ist, daß sich auch hier das embryonale Gewebe nicht in terminaler Lage befindet, sondern bei becherförmiger Austiefung des Vegetationspunktes als interkalarer Gürtel unterhalb der Kelch- und Kronblätter liegt, im Gegensatz zu den Cistineen, wo er oberhalb des Perianth zu liegen kommt.

Mentzelioiden.

Die mehrfach untersuchte Entwicklungsgeschichte dieser Gruppe zeigt für Mentzelia concatti folgendes Bild: Auf dem trichterförmigen Blütenboden treten nach Anlage der Kelch- und Blumenblätter fünf episepale Stamina auf, während vor die Petalen je ein bis drei weitere zu stehen kommen. Mit diesen obersten Staubblättern alterniert ein gleichzähliger, tiefer im Innern des Trichters stehender Kreis, dem sich noch weitere anschließen, während schon lange vor Anlage der letzten Stamina die drei Karpiden angelegt werden; dabei ist klar, daß je tiefer im Trichterinneren die einzelnen Stamina angelegt werden, um so geringer der Umfang der sie enthaltenden Ringe wird, so daß, da die Gliederzahl sich nicht vermindert, Größe und Durchmesser der obersten und der tiefer stehenden Stamina erheblich verschieden sind. Das erhellt aus folgenden Zahlen:

Stamen des	äußersten	Ringes	Länge	18	mm,	Durchmesser	1	mm
„	„ mittleren	„	„	13	„	„	0,47	„
„	„ inneren	„	„	10	„	„	0,30	„

Myrtaceae. (Taf. VIII.)

Ringsum gleichmäßige Ausbildung des Androeceums liegt nach den Angaben Payers bei Punica und Eucalyptus vor. Daneben kommen innerhalb der Familie mehr und mehr reduzierte Formen vor.

Myrtus.

Myrtus communis (Fig. 4). Nach Anlage des Kelches wölben sich vom Rande über dem trichterförmig vertieften Blütenboden fünf alternisepale halbkugelige Partien vor, die einige Zeit später nach oben und außen die Petalen abgliedern, während sie in ihrem unteren Teil die ersten Stamina tragen. Diese stehen zu je zweien dem Rande der Blumenblätter genähert. Zwischen ihnen werden noch ein bis zwei weitere Stamina angelegt; damit alternieren tieferstehend weitere, bis im

endlichen Verlauf der Entwicklung die Staminalanlage auch auf die zwischen den Primordien gelegenen Partien übergreift, so daß schließlich der ganze Trichterrand ringsum gleichmäßig von Staubblättern besetzt ist. Zugleich verliert sich auch die anfangs starke Hervorwölbung der Primordien, entgegen den Zeichnungen Payer's, wo die Primordien bis zuletzt scharf umgrenzt sind und auf ihnen allein die Stamina stehen sollen.

Callistemon.

Callistemon salignus (1—3). Auch hier entstehen die Petalen wieder aus oberen und äußeren Abschnitten der stark vorgewölbten Primordien. Die Staminalanlage erfolgt mit je zwei Staubblättern von der Primordienmitte aus; ihnen schließen sich links und rechts je eines an, während tiefer drei weitere alternierend folgen. Schließlich können sich auch zwischen den Primordien noch ein bis zwei Anlagen einschieben. Mit dem weiteren Wachstum der Knospe tritt auch bei Callistemon die Primordienaufwölbung durch starkes Tangentialwachstum des gesamten Blütengürtels zurück, wobei sich die später entstandenen Stamina so in die mittlerweile gebildeten Lücken der ersten einschieben, daß in ausgewachsenen Blüten nur ein einziger Staubblattkreis vorhanden zu sein scheint. Die Anlage der Karpiden erfolgt hier wie bei Myrtus vor Erscheinen der letzten Stamina.

Formen, wie die beiden hier beschriebenen Arten, bei denen das Auftreten der Stamina erst auf die Primordien beschränkt, später doch auch auf die zwischenliegenden Partien übergreift, leiten von Punica und Eucalyptus zu solchen Fällen über, wo nur noch auf den Primordien die nicht mehr zahlreichen Stamina angelegt werden. Sie sind aber auch ein neuerlicher Beweis, daß die Primordien nur geförderte Blütenbodenpartien darstellen und daß sich im Laufe der Entwicklung diese Förderung zugunsten der übrigen Partien wieder aufheben kann. Würden dagegen die auf den Primordien gebildeten Staubblätter nur Teile eines sich spaltenden Phylloms sein, so wäre, abgesehen davon, daß die Abgrenzung dieser und der übrigen Stamina schwer abzusehen wäre, auch die ganze Entwicklungsgeschichte unverständlich.

Melaleuca.

Melaleuca micromera (Fig. 5). Die ersten Stadien sind dieselben, wie bei den vorgenannten Arten. Von den Staubblättern wird das erste genau über den Petalen, die weiteren daran und darunter anschließend angelegt. Dabei können die einzelnen Stamina je eines Primordiums mehr oder minder hoch miteinander verwachsen.

Interessant ist wegen seines oft recht verschiedenen Anschlusses der Verlauf der einzelnen Staminalbündel (Fig. 6). Während im allgemeinen die Bündel der einzelnen Stamina einer Gruppe nach Eintritt in den Blütengürtel sich miteinander und dem Petalenleitbündel vereinigen, kommen Fälle vor, wo entweder die einzelnen Bündel nach Eintritt in den Blütenboden, noch längere Strecken getrennt verlaufen, wobei schließlich dann wenigstens eines noch mit dem Kelchleitbündel verschmilzt; in anderen Fällen vereinigt sich ein Teil der Bündel untereinander, während eines der gleichen Gruppe mit dem Petalenstrang verschmilzt; kurz, die mannigfachsten Kombinationen und Unregelmäßigkeiten sprechen deutlich und eindringlich gegen die Konstruktion irgendwelcher Beziehungen zwischen morphologischen Verhältnissen und Gefäßbündelverkauf.

Ganz das gleiche zeigen die Leitbündelverhältnisse bei Calothamnus Schaueri. Auch hier ein regelloses Verschmelzen bald der einzelnen Staminalbündel unter sich allein, bald ganz oder einzeln mit den der Koroll- und Kelchstränge. Daß aber innerhalb der langen Phalangenträger keinerlei Fusionen vorkommen, sondern jedes Stammen sein eigenes Bündel hat, zeigt wieder wie bei Hypericum aegyptiacum und der noch zu erwähnenden Tristania conferta, daß nach der ersten Anlage der Stamina — und nach dieser hat ja erst das die Phalangen bildende Wachstum der Insertionszone eingesetzt — keine Spaltung stattgefunden hat. Im übrigen die Entwicklungsgeschichte von Calothamnus und Tristania zu untersuchen, ist nicht möglich gewesen. Sie dürfte sich indes von der von Callistemon nicht wesentlich unterscheiden, nur daß auch bei der polyandrischen Tristania die Stamina auf den Primordien allein stehen werden, um dann durch Streckung der Insertionszone in der bekannten Weise emporgehoben zu werden.

Lecythidaceae. (Taf. IX.)

Anschließend an die Myrtaceen sei noch diese Familie besprochen, obwohl sie hinsichtlich ihrer Entwicklung dem Cistineentyp zuzurechnen ist.

Couroupita.

Couroupita guianensis. Bei Anlage des wie die ganze Blüte sechszähligen Kelches tritt erst das vordere mediane Sepalum auf, dem sich links und rechts zwei transversale anschließen, während gleichzeitig das hintere mediane angelegt wird und zuletzt sich noch die beiden hinteren transversalen einfügen. Von den dann auftretenden Blumenblättern entstehen zuerst die beiden vorderen, dann die zwei hinteren, bis schließlich zuletzt die beiden transversalen angelegt werden. Gleich-

zeitig wölbt sich der Blütenboden zu einem ansehnlich breiten Staminalring auf, während noch vor Anlage der einzelnen Stamina die sechs Karpiden erscheinen. Zentrifugal erfolgt vom inneren Rand des Staminalwalles aus die Anlage des Androeceums, ohne Beziehung zum Perianth mit ungefähr 30 bis 40 Gliedern im innersten Ring, während gegen die Peripherie die Gliederzahl noch weiter beträchtlich steigt. Noch ehe der Staminalwall mit Anlagen voll besetzt ist, gewinnt der vor Sepalum 1 liegende Sektor gegen die Peripherie zu weiter an Umfang; während sich der übrige Teil des Staminalwalles noch ganz mit Staubblättern bedeckt, wölbt sich die Zuwachszone vor Sepalum 1 leicht auf, um nun gleichfalls in zentrifugaler Entstehungsfolge Staubblattanlagen zu erzeugen. Indem sie im Laufe der Entwicklung interkalar emporwächst, liefert sie schließlich die bekannte helmartige Staubblattgruppe. Diese, in ihren einzelnen Gliedern miteinander verwachsen, zeigt wieder deutlich, wie mannigfach einesteils ursprünglich ganz gleich angelegte Organe (die Staubblätter des Ringes und der Helmgruppe) im weiteren Entwicklungsverlauf zu den verschiedensten Gruppen zusammentreten können, anderenteils wie von der Gruppenbildung in der fertigen Blüte kein Schluß auf die gemeinsame Abstammung oder nähere Zusammengehörigkeit von Organen gezogen werden darf.

Rosaceae. (Taf. X.)

Die Entwicklungsgeschichte und die Stellung der Staubblätter sind bei dieser Familie durch die Arbeiten zahlreicher Autoren: Payer, Hofmeister, Goebel, Eichler, Dickson, so bekannt, daß im folgenden nur das Ergebnis experimenteller Untersuchungen an

Agrimonia

angeführt werden sollen. Gehen wir von den reichsten Formen aus, wie sie Blüten kräftig entwickelter Pflanzen von Agrimonia odorata (Fig. 1) zeigen, so schließen sich neben die fünf erst angelegten episepalen Stamina je links und rechts ein weiteres an, zwischen die sich nicht selten rein epipetal ein drittes einschieben kann. Weiter innen stehen sowohl vor den Petalen ein bis zwei alternierende Staubblätter, während wieder rein episepal ein weiteres Stamen sich findet.

Indem nun die beiden epipetalen Stamina, wie sie sich außer bei Agrimonia auch sonst häufig bei den Rosaceen finden, von Eichler als auf Dédoublement zurückführbar angesehen wurden, während Dickson die ganzen episepalen Gruppen hier als auch bei anderen Rosaceen als verzweigte Staubblätter gedeutet hat, so ist, trotzem schon Goebel

und Hofmeister gegen eine derartige Auffassung aufgetreten waren, doch wünschenswert gewesen, durch experimentelle Untersuchungen nachzuweisen, daß innerhalb der Rosaceen gleichfalls Formen mit reichem Androeceum als phylogenetisch ursprünglich aufzufassen sind.

Mustern wir die übrigen Agrimonia-Arten durch, so weist Agrimonia Eupatoria (Fig. 3) eine im Vergleich zu Agrimonia odorata entschieden ärmere Ausbildung des Androeceums auf. Meist treten neben den ersten episepalen Staubblättern nur noch links und rechts je eine Anlage auf, ohne jedoch in der Regel in allen Sektoren ausgebildet zu sein, während Agrimonia leucantha (Fig. 2) eine Zwischenform zwischen den beiden Arten vorstellt, indem in der Regel noch die inneren episepalen Stamina entwickelt sind.

Zwischen diesen drei stufenweise ärmer werdenden Arten ließen sich nun Übergänge dadurch finden, daß Blüten von weniger kräftigen und schlecht ernährten Pflanzen einer reicheren Art jeweils den Blüten einer kräftig wachsenden und gutgenährten, aber im allgemeinen ärmeren Art, entsprachen. Blüten von Agrimonia leucantha, die im Spätherbste abgenommen waren, und solchen des Sommers gegenüber bereits als arm gelten konnten, deckten sich hinsichtlich der Ausbildung des Androeceums mit Blüten, die von kräftig genährten Agrimonia Eupatoria-Pflanzen eingesammelt wurden. Dazu fanden sich bei Agrimonia leucantha in den erwähnten Herbstblüten mehrfach Staminodien verschiedener Ausbildung, was gleichfalls auf eine Minusbewegung der Blütenbildung, nicht aber auf Rückkehr zur Stammform schließen läßt.

Bei Agrimonia Eupatoria ist ferner durch Entblättern die Staminalzahl noch weiter unter den Durchschnitt gebracht worden, so daß von den beiden epipetalen Staubblättern sektorenweise entweder gar keines mehr, oder doch nur in Einzahl angelegt wurde; dabei blieb die interradiale Stellung desselben erhalten, was zeigt, daß bei Anlage von zwei epipetalen Staubblättern, wie sie normal erfolgt, nicht von einer Spaltung einer ursprünglich einfachen Anlage die Rede sein kann, sonst müßte sie ja bei einfacher Ausbildung auch die Normalstellung wieder einnehmen. Dagegen wurde an Stelle der fehlenden Anlage sehr oft eine leichte Aufwölbung des Blütenbodens beobachtet, was schließen läßt auf die ersten, die Staminalbildung einleitenden Zellteilungen, die aber im weiteren Verlaufe der Entwicklung nicht weiter zur Ausbildung gelangten.

Schließlich wurden an einer schon äußerlich recht reduzierten auf Sand wachsenden Agrimonia Eupatoria noch Blüten mit nur fünf, den sonst zuerst angelegten episepalen Staubblättern gefunden (Fig. 4).

Wenn diese hiermit wiedergegebenen Verhältnisse im allgemeinen die Blüten als ganzes betreffen, so ist schon hingewiesen worden, daß sich auch innerhalb der Blüten jeweils über den episepalen Sektoren die gleichen Verhältnisse wiederholen, so daß die aufgestellte Reduktionsreihe als eine dreifache bezeichnet werden kann: Innerhalb der Gattung, innerhalb der einzelnen Art, in Hinsicht auf ihre Plus- und Minusausbildung und schließlich noch innerhalb der einzelnen Blüte hinsichtlich der Plus- und Minusausbildung der einzelnen Sektoren.

Mit diesem letzten Punkt kommen wir auf eine Tatsache, die innerhalb der Morphologie auch der radiären Blüten von Wichtigkeit ist, nämlich die, daß sich der Strom bildnerischer Kräfte innerhalb der Blüte nicht gleichmäßig, sondern über einzelne Sektoren und auch hier wieder oft mit verschiedener Intensität verteilt. Betrachtet man Diagramme, wie sie die beigefügte Tafel in Fig. 5—8 enthält, so ergibt sich, daß von den fünf Sektoren einer Blüte einige eine reichere Ausbildung erfahren haben, als die übrigen. Dabei bilden die dargestellten Verhältnisse nicht etwa selten auftretende Fälle, sondern sie stellen die Regel dar, innerhalb der 300—400 untersuchten Blüten der drei obengenannten Agrimonia-Arten.

Was die genaueren Verhältnisse betrifft, so sind sie folgendermaßen aufzufassen: Von den 10 Sektoren, in welche die Agrimonia-Blüten zerlegt werden können und die zur Hälfte episepal und zur Hälfte epipetal stehen, sind die ersteren mit einem mittleren, je einem links und rechts anschließenden äußeren und oft noch einem mittleren inneren Stamen entschieden die geförderten, während die epipetalen Sektoren mit nur ein bis zwei Staminalgliedern, als in einer Minusbewegung begriffen, anzusehen sind.

Das drückt sich darin aus, daß sie nur noch bei schon im allgemeinen reich ausgestatteten Blüten Stamina produzieren, und auch dann diese bereits zu Staminodien reduziert sein können, während in nur mittelmäßig entwickelten Blüten die Organbildung über den epipetalen Sektoren ganz unterbleibt. Unter dem gleichen Gesichtspunkt ist auch die Tatsache zu bringen, daß Fälle von Meiomerie (Fig. 10—12) sich innerhalb der epipetalen Sektoren vollziehen, während Pleiomerie (Fig. 9) innerhalb der episepalen Radien stattfindet. Das schließt natürlich nicht aus, daß sich innerhalb ein und derselben Blüte Minustendenzen auch schon über den Sepalen bemerkbar machen, während die epipetalen noch nicht so tief erfaßt worden sind, daß es zu ihrer völligen Unterdrückung gekommen wäre; wie sich auch innerhalb ein und derselben Blüte

Kompensationstendenzen geltend machen können, indem unter Schwund eines epipetalen Sektors ein episepaler zur Pleiomerie (Fig. 13) schreitet.

Die hier vertretene Auffassung ist bereits von Murbeck in einer 1914 veröffentlichten Arbeit: „Über die Baumechanik bei Änderungen im Zahlenverhältnisse der Blüte" zur Aussprache gelangt, wobei Murbeck sich freilich die bei Pleiomerie entstandenen Organe als aus Spaltung entstanden denkt. Für eine derartige Auffassung liegt indes kein Beweis vor. Vielmehr ist es schon von vornherein nicht wahrscheinlich, daß die Spaltung eines Organes den primären Vorgang bedeutet und die entsprechende Vergrößerung des Blütenbodens nur die Folge davon darstellt. Hingegen wird, wenn irgendeinem Sektor eine größere als die normale Baustoffmenge zugeführt wird, zunächst dieser Überschuß im tangentialen Wachstum des betreffenden Blütensektors seinen Ausdruck finden. Daß dabei aber mit Vergrößerung des Sektors, die möglicherweise bis zur Verdoppelung führen kann, auch die für den neugeschaffenen Sektor charakteristischen Organe angelegt werden, erhellt ohne weiteres aus den Tatsachen, die bei den gepaarten Blattanlagen festgestellt wurden.

Übergangsbildungen, wie sie dabei oft vorkommen, sind nicht beweisend für eine Organspaltung als solche. Sie sind nur ein Zeichen dafür, daß infolge eines anfänglichen Materialüberschusses bereits die Tendenz vorhanden war, einen Sektor mehr zu bilden, daß aber im weiteren Verlaufe der Entwicklung doch nicht genügend Baumaterial nachgeschoben wurde, um zwei völlig ausgebildete Sektoren entwickeln zu lassen.

Wenn Murbeck aus Verschmelzungen von Kelch- und Blumenblättern, die er oft fand und die Verfasser auch bei den Agrimoniablüten wieder feststellte, abermals einen Beweis für seine Spaltungstheorie sieht, so sind Fälle dieser Art nicht anders aufzufassen, als die eben besprochenen Übergangsbildungen von Organen ein und derselben Kategorie.

Schließlich ist neben Betonung der Selbständigkeit der einzelnen Sektoren doch wohl auch noch eine tangential wirkende Rhythmik innerhalb der Blüten anzunehmen. Denn anders wäre es schwer einzusehen, warum, sobald statt eines sepaloiden Sektors, deren zwei angelegt werden, auch der petaloide Sektor auftritt.

Mimosaceae. (Taf. XI.)

Die Familie stellt hinsichtlich ihrer Entwicklungsgeschichte den Übergang dar zwischen dem Rosaceentyp einerseits und andererseits dem

der Papaveraceen. Der Blütenboden ist nicht mehr trichterförmig eingetieft, und die Organanlage erfolgt in rein akropetaler Reihenfolge und endet mit Auftreten der Karpiden. Was aber die Familie eng mit dem Rosaceentyp verknüpft, ist die Art der Staminalgruppierung; hier wie dort schreitet sie nach Auftreten der ersten episepalen Staubblätter links und rechts petalwärts in gleicher Höhe fort, um erst in zweiter Linie die Glieder der inneren Reihe folgen zu lassen.

Albizzia.

Gehen wir bei der Einzelbetrachtung von den polyandrischen Ingeen und Acacieen aus, so bietet Albizzia lophantha (Fig. 1) unter den untersuchten Formen das reichste Androeceum. Zwischen den zuerst angelegten fünf episepalen Staubblättern befindet sich epipetal ein weiter Zwischenraum, der sich bald, indem von dem erstangelegten Stamen die Entwicklung gegen die Petalenmitte zu fortschreitet, jeweils mit 5—6 Anlagen besetzt; damit alterniert ein zweiter Kreis, während sich ein dritter, vierter und fünfter noch weiter entsprechend anschließt, bis zuletzt mit Auftreten des medianen Karpides die Entwicklung abschließt.

Calliandra.

Calliandra tetragona (Fig. 2 und 3). Wieder ist das erste Stamen das episepale, an das sich links und rechts je ein weiteres anschließt, während ein drittes oder selten zwei rein epipetal in dem noch verfügbaren Zwischenraum eingefügt werden. In zweiter Reihe folgt wieder episepal ein Stamen, während vor den Petalen 2—3 Anlagen mit den äußeren 3—4 Staubblättern alternieren. Indem nochmals episepal und epipetal je 5—10 weitere Glieder angelegt werden, gelangt die Entwicklung mit Auftreten des Karpides zum Abschluß.

Acacia.

Ebenso verläuft die Entwicklung bei Acacia paradoxa (Fig. 4), während nach Rohrbach Acacia oxycedrus bei größerem Reichtum des Androeceums wieder den Verhältnissen bei Albizzia entspricht, indem die Glieder des zweiten Kreises mit sämtlichen der ersten alternieren, nicht wie bei Calliandra, zum Teil wieder superponiert und episepal stehen.

Neben derartig polyandrischen Formen enthält die Familie in ihren übrigen Untergruppen noch diplo- und haplostemone Formen, ohne daß diese durch irgendwelche Übergänge mit den polyandrischen verbunden werden. Entwicklungsgeschichtlich bieten sie wenig Interessantes, nur

darauf mag hingewiesen werden, daß während die Stamina hier, wie bei den polyandrischen Mimosaceen gleichgroß angelegt werden, der zur Verfügung stehende Blütenbodenraum erheblich kleiner ist.

Mimosa.

Das wird ohne weiteres aus den beigefügten Figuren von Anfangsstadien der Entwicklungsgeschichte von Mimosa pudica (Fig. 5) und den mit gleicher Vergrößerung gezeichneten von Albizzia und Acacia erhellen.

Neptunia.

Bei der diplostemonen Neptunia oleracea werden die Staminalglieder der „sexuellen" und der „neutralen" Blüten in gleicher Weise angelegt, wie auch die fertigen Gebilde innerhalb der Grenzzone durch alle Übergänge miteinander verbunden sind.

Papaveraceae.

Hinsichtlich des Androeceums dieser Familie stehen sich wie hinsichtlich des Androeceums sämtlicher polyandrischen Blüten wieder die beiden Auffassungen gegenüber: Die eine, welche die Vielzahl als die Ursprüngliche, die andere, welche sie als auf Dédoublement beruhend, ansieht. Über die Gründe, welche die zahlreichen Forscher zur Stütze der Dédoublementstheorie und in betreff der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der ganzen Reihe der Rhoeadales vorbringen, im einzelnen zu referieren, liegt nicht im Rahmen dieser Arbeit, auch würde damit oft Wiederholtes nur nochmals wiederholt werden. Indem in dieser Hinsicht auf Einleitung und Schluß der Murbeck'schen Arbeit verwiesen werden muß, kann es hier nur darauf ankommen, entsprechend der bei der Untersuchung der vielen Familien, welche polyandrische Blüten enthalten, gewonnenen Einsicht auf allgemeine Gesichtspunkte hinzuweisen.

Wer den Dédoublementsgedanken unbedingt verfechten will, wie es in letzterer Zeit Murbeck noch einmal versucht hat, wird, wenn er auf die Entwicklungsgeschichte keinen Wert legt, immer darin eine Stütze seiner Anschauung finden, daß er bei Blüten, die wie jene von Chelidonium und Eschscholtzia und anderen Papaveraceen je 12 Staubblattreihen aufweisen, je drei ungefähr vor die Petalen fallende zusammenfassen und als durch Spaltung in tangentialer und serialer Richtung aus einem Organ entstanden, wird annehmen können. Dabei müßte das Dédoublement natürlich kongenital sein.

Abgesehen von einer derartigen zahlenmäßigen Berechnung und Zusammenfassung wird allerdings keine Stütze zu erbringen sein, und

selbst diese wird da hinfällig, wo, wie in Blüten von Roemeria hybrida (Murbeck, Taf. XII, Fig. 1—3) und Papaver somniferum (Taf. VII, Fig. 3, 5 und 6) später angelegte Stamina genau im Zwischenraum zwischen den Petalen stehen. Wenn Murbeck sie als Flankenbildung des äußeren dédoublierenden Staubblattes ansieht, und diese Ansicht unter Hinweis auf den Gefäßbündelverlauf zu stützen sucht, so ist dieser Grund natürlich nicht stichhaltig; wenn nur vier epiradiale, zwei mediane und zwei transversale Hauptgefäßbündel im ganzen für das Androeceum zur Verfügung stehen, ist klar, daß sich auch interradial stehende Glieder dem transversalen oder medianen Gefäßbündel anschließen müssen, wie überhaupt, wie aus den zahlreichen aufgeführten Beispielen inbetreff des Strangverlaufes hervorgeht, aus den Leitbündelverhältnissen keine morphologischen Schlußfolgerungen gezogen werden können.

Wenn Murbeck bezüglich der serialen Spaltung sich auf Fälle bezieht, in denen ein Glied eines äußeren Kreises mit einem eines nächst tieferstehenden verwachsen ist, und dies als Zeichen für Spaltung ansieht, da er annimmt, daß nur Glieder ein und derselben Kategorie ineinander verschmelzen können, so ist dies eine willkürliche Auffassung; derartige Fälle gehören unter dem gleichen Gesichtspunkt betrachtet, wie diejenigen, die bei Agrimonia Verwachsungen von Kelch- und Kronblättern zeigten. Sie sprechen nur davon, daß an der betreffenden Stelle des Blütenbodens zwar ursprünglich Material vorhanden war, um die Anlage für zwei Organe einzuleiten, daß aber später nicht genug Baustoffe nachgeschoben wurden, um den Blütenboden weiterhin soweit an Umfang zunehmen zu lassen, daß die beiden Organe frei übereinander sich hätten ausbilden können.

Hungerkulturen, die im Sommer 1916 von Papaver somniferum gezogen wurden, lieferten im allgemeinen die gleichen Resultate, wie sie Murbeck erhielt. Was sich bis zuletzt erhält, sind jeweils die zuerst angelegten Stamina, deren Zahl sich sogar bis auf die der allerersten vier beschränken kann. Würden derartig veringerte Androeceen dem ursprünglichen Papaveraceentyp entsprechen, was schon durch die in den Reduktionsformen zahlreich auftretenden Staminodien recht unwahrscheinlich gemacht ist, so müßten sie entsprechend der Stellung der angeblich dédoublierenden vier Stamina in die Mediane und Transversale zu stehen kommen, während sie in Wirklichkeit, wie bereits oben erwähnt, die Stelle der in polyandrischen Papaverblüten zuerst angelegten Stamina einnehmen, also annähernd diagonal stehen.

Allgemeiner Teil.

Nachdem im bisherigen die Entwicklungsgeschichte von 12 Familien, ungefähr 40 Gattungen und über 50 Arten gegeben wurde, erübrigt es, die bei diesen Untersuchungen geförderten allgemeinen Tatsachen kurz zusammenzufassen.

Vegetationspunkt.

Es handelt sich, wie bereits einleitend darauf hingewiesen wurde, um drei Typen:

1. Die Organanlage erfolgt wie beim vegetativen Sproß rein akropetal (Papaveraceen, Mimosaceen).

2. Die Anlage des Androeceums erfolgt auf einer interkalar eingeschobenen Meristemzone, die bald bei trichterförmig vertieftem Blütenboden unter das Perianth zu liegen kommt, wobei die Staminalglieder zentripetal angelegt werden (Rosaceen, Myrtaceen, Mentzelioideen), oder

3. über dem Perianth liegt und die Staubblätter in zentrifugaler Reihenfolge entstehen läßt (Cistaceen, Hypericaceen, Columniferen, Loaseen, Lecythidaceen).

Gerade der letzte Typ ist dabei als für Dédoublement bezeichnend betrachtet worden. Dabei sollte es gleichgiltig sein, ob die dédoublierenden Kreise bei der ersten Anlage noch sichtbar waren (wie man bei den Formen mit Primordien annahm) oder ob die Staminalanlage ringsum gleichmäßig erfolgte; im letzteren Falle sollte Verschmelzung der Ränder der dédoublierenden Staubblätter vorliegen.

Dagegen sind Hofmeister und Goebel aufgetreten, indem sie den letzt geschilderten Fall als Eine der entwicklungsgeschichtlichen Möglichkeiten des Sprosses betrachten und Goebel hat im besonderen auf seine Häufigkeit gerade bei Sprossen beschränkten Wachstums hingewiesen. Während sie bei Angiospermen, vorzüglich „bei zu Reproduktionszwecken umgebildeten Sprossen", also Blüten und Infloreszenzen (Dorstenia, Typha, Valisneria) sich finden, sind sie bei Thallophyten auch innerhalb der vegetativen Region anzutreffen (Ectocarpus).

Primordien und Sektoren.

Seit Hofmeister und Payer als Primitivanlagen sich später verzweigender Staubblätter angesehen, liegen zahlreiche Gründe vor, in den Primordien nur im Wachstume geförderte Partien des Blütenbodens zu sehen:

1. Die Primordien wachsen vor ihrer „Verzweigung" nie nach Art von sonst sich verzweigenden Blättern über den Ort ihrer Entstehung empor, sondern sind auf dem Blütenboden nur als flächenförmige Aufwölbungen sichtbar;

2. die Primordien entsprechen schon in ihrer ersten Anlage an Größe immer einem ganzen Abschnitt des Vegetationspunktes. Ihre Fläche kommt immer der Flächensumme der von ihnen produzierten Organe gleich, während wirklich spaltende Organe (vgl. Malvaceenstamina) bei der ersten Anlage an Größe einem nichtspaltenden Organ gleichkommen;
3. die Verzweigung auf den Primordien findet oft so statt, wie sie zwar für Achsen, nicht aber für Phyllome charakteristisch ist (bauchständige Staminalanlage bei Sparmannia, Hypericum, Myrtaceen), wie auch die bei ringsum gleichmäßig erfolgender Entstehung des Androeceums beobachtete Alternanz auch innerhalb der einzelnen Primordien eingehalten wird;
4. auch die zwischen den Primordien eingeschalteten Sektoren können fertil sein:
   a) Fakultativ: Bei einem Überschuß von Baustoffen (pleiogyne Sparmanniablüten, Gossypium).
   b) Obligatorisch: 1. Mit Staminodien: Episepale Täler der Loaseen. 2. Mit fertilen Staubblättern: Myrtus, Callistemon; erst auf die Primordien beschränkt, greift die Staminalanlage im Laufe der Entwicklung auch auf die zwischen den Primordien liegenden Täler über.

   Damit erweisen sich die Primordien und die zwischen ihnen eingeschalteten Täler als einander homolog.

Wenn Verwachsungen, wie sie die bekannten Adelphien von Callothamnus, Tristania conferta und Hypericum aegyptiacum darstellen, als Zeichen von Spaltung aufgefaßt wurden, so ist demgegenüber zu betonen, daß sie nur auf Streckung der Staminalinsertionszone beruhen. Erstreckt sich diese über die ganze Androeceumszone des Blütenbodens, so werden auch sämtliche Staubblätter miteinander verwachsen sein (Mimoseen), beschränkt sich die Staminalinsertionszone nur auf einzelne Sektoren des Blütenbodens, so werden auch nur die jeweils von einem Sektor produzierten Stamina gemeinsam emporgehoben werden.

Daß sich geförderte Sektoren des Blütenbodens nicht immer durch Primordienbildung schon von vornherein als solche zeigen brauchen, erhellt aus den Verhältnissen bei Agrimonia: Der episepale Sektor ist, was aus den Fällen von Pleio- und Meiomerie und aus der Zahl der jeweils gelieferten Stamina ohne weiteres hervorgeht, gegenüber dem epipetalen entschieden gefördert, ohne daß sich diese Förderung durch Primordien ausdrückte.

Wenn es als erwiesen anzusehen ist, daß sich die Organanlage sehr oft nicht gleichmäßig über den ganzen Vegetationspunkt erstreckt, sondern auf einzelne Sektoren beschränkt ist, so ist inbetreff Ausbildung und Stellung der Sektoron folgendes zu bemerken:

1. Die Sektoren sind sämtlich gleichmäßig gefördert. Die Staminalanlage ist über den ganzen Blütenboden gleichmäßig verteilt (Cistaceen und ähnliche);
2. die Sektoren sind ungleichmäßig gefördert. Die geförderten stehen:
   a) Epiradial: Dabei können die geförderten Sektoren entweder über den Kelch oder über die Blumenblätterradien zu liegen kommen. In beiden Fällen ist eine enge Koppelung zwischen dem Perianth und den Staminalanlagen vorhanden. Dies erhellt aus den bei Pleio- und Meiomerie von Agrimonia besprochenen Verhältnissen, indem bei Ein- und Ausschaltung eines Sektors auch die für ihn charakteristischen Organe angelegt werden oder schwinden; was die epipetalen Sektoren betrifft noch besonders dadurch, daß die Petalen gemeinsam mit den Staminalgruppen aus einer ursprünglich geförderten Blütenbodenpartie hervorgehen können (Hypericum, Myrtaceen).

      Daß eine so enge Koppelung stattfinden kann, findet seine Erklärung darin, daß bereits vor Anlage der Organe in den Blüten ansehnliche Materialansammlung stattfindet (vgl. Goebel's Untersuchungen an Filago).

   b) Interradial: Daß die geförderten Sektoren nicht immer die der Kelch- und Blumenblätter sind, zeigen die Verhältnisse bei den Malvaceen und Loaseen und eingeleitet auch schon bei Tilia. Hier kann natürlich von einer Koppelung zwischen Perianth und Androeceum keine Rede sein.
3. Ausbildung der geförderten Sektoren: Sie kann entweder eine gleichmäßige sein (Hypericum, Sparmannia, Theobroma, Callistemon, Cajophora, Loasa triphylla), oder es werden einzelne noch im besonderen kräftiger als die übrigen ausgebildet.

   Dabei kann eine in tangentialer Hinsicht strenge Rhythmik herrschen: Diese ist ja von vornherein überall da vorhanden, wo überhaupt die Organbildung im wesentlichen auf einzelne geförderte Sektoren beschränkt ist; sie kann aber auch innerhalb der geförderten nochmals besonders auftreten; das ist z. B. bei den Malvaceen der Fall, wo bei vielen Arten ein interradialer Sektor jeweils gegenüber dem anderen in der Vorhand ist, was sich ausdrückt, sowohl in dem er die erste Staminalanlage und schließlich noch

eine mehr als der Nachbarsektor liefert, bis bei Malva parviflora und den experimentell reduzierten Blüten von Malva rotundifolia der analog interradiale Sektor überhaupt steril wird.

Mit einer derartig einseitswendigen Förderung der Staminalsektoren hängt dann auch die bei manchen Malvaceen beobachtete Verschiebung des Androeceums gegen das Perianth zusammen, was sich bei Dombeya aus analogen Gründen gleichfalls findet.

Indes erfolgt die Förderung der Staminalsektoren nicht immer mit der gleichen Rhythmik, sondern sie kann auch ohne alle Gesetzmäßigkeit verlaufen, so bei Blumenbachia; hier werden von zwei zwischen den episepalen Staminodien liegenden interradialen Sektoren bald der vom Blumenblatt links, bald der davon rechts stehende gefördert, was sich unmittelbar aus der Zahl der produzierten Stamina ablesen läßt.

Im Extrem wiederholt sich dann eine derartig willkürliche Plus- oder Minusausbildung der Sektoren bei Agrimonia; indem hier ein Teil der episepalen Sektoren noch die Vollzahl der Staminalglieder aufweist, sind andere bereits nahe der Mindestgrenze angelangt.

Wenn im Verlauf der hier gegebenen Darstellung die Auffassung vertreten wurde, daß die polyandrischen Blüten innerhalb der Angiospermenreihe den ursprünglicheren Blütentypus repräsentieren, so erübrigt es, noch festzustellen, inwieweit die Stellung der polyandrischen Blüten im ganzen System der Angiospermen diese Ansicht rechfertigt.

Es ist ein Hauptangriffspunkt für diejenigen, welche die polyandrischen Formen als durch Dédoublement entstanden betrachten, immer der Umstand, daß die im allgemeinen ursprünglichsten Angiospermentypen: Die Choripetalen, und hier wieder ihre ersten Gruppen: die Verticillaten, Quercifloren, Juglandifloren, Salicifloren und Urticifloren meist sehr einfache Blütenverhältnisse zeigen. Demgegenüber ist jedoch darauf hinzuweisen, daß auch hiervon eine ziemliche Anzahl von Gattungen (Juglans, Fagus, Castanea, Quercus, Populus) polyandrische Blüten aufweisen. Wenn dem ungeachtet dennoch die Mehrzahl der Vertreter sehr reduziert ausgestattete Blüten besitzen, so mag Korrelation zwischen der Vielzahl der an den Sprossen geringer Ausdehnung produzierten Blüten und der einzelnen Ausbildung der letzteren immerhin als einer der gestaltenden Faktoren mit in Betracht kommen.

Was aber um so mehr zugunsten unserer Auffassung spricht, ist, daß viele Familien mit polyandrischen Blüten von allen Systematikern um die Polycarpicae gruppiert werden. Dies gilt im besonderen von den Papaveraceen und den übrigen Rhoeadales, während Cistaceen, Hypericaceen und mit ihnen die Columniferen sich weiter anschließen, wobei freilich auch wieder am Ende der Dialypetalenreihe bei epigynen Formen wie Loasaceen, Myrtifloren und Rosifloren noch einmal hochpolyandrische Blütentypen sich finden. Dieser letztere Umstand kann indes nicht als direkter Gegenbeweis benützt werden, da innerhalb des gesamten Organismenreiches sehr oft bei allgemeinem Fortschritt der Organisation dennoch im einzelnen ursprünglichere Charaktere sich erhalten können.

Daß schließlich bei denjenigen Formen, die wir jetzt noch unter dem gemeinsamen Namen der Sympetalen zusammenfassen und die nach einstimmigem Urteil in ihren einzelnen Gruppen als die Endglieder der einzelnen Choripetalengruppen angesprochen werden, nirgends mehr polyandrische Formen anzutreffen sind und daß sie gleichfalls bei den phylogenetisch jungen Monokotylen nur noch vereinzelt (Vellosieen, Butomeen) auftreten, spricht deutlich wieder für die Ursprünglichkeit der Polyandrie.

Endlich sei auf die bei den untersuchten Familien aufgestellten, zum Teil lückenlosen Reihen hingewiesen. Daß es sich dabei um Reduktionsreihen handelt, findet einesteils seine Bestätigung darin, daß bei einigen Familien mit der Rückbildung der Polyandrie auch die anderer Blütenkreise oder der gesamten Blüte Hand in Hand geht, daß anderenteils bei anderen Familien die vergleichend morphologisch aufgestellten Reihen auch experimentell in völlig deckender Weise innerhalb der Reduktions- und Amplifikationsstufen einer Art gewonnen wurden.

Zum Schlusse ist es mir eine ernste Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimen Rat von Goebel, für sein stetes der Arbeit bewiesenes Interesse auch an dieser Stelle aufrichtig zu danken.

Literaturverzeichnis.

Baillon, H. E., Histoire des Plantes. 1887 ff.
Ders., Études organogéniques sur quelques genres des Buttneriacées. Adansonia II.
Bocquillon, Mémoire sur le groupe des Tiliacées. Adansonia VII.

Celakovky, L., Über ideale und kongenitale Vorgänge der Phytomorphologie. Flora 1884.

Ders., Das Reduktionsgesetz der Blüten, das Dédoublement und die Obdiplostemonie. Sitzungsber. d. k. k. böhm. Ges. d. Wiss. 1894.

Ders., Über den phylogenetischen Entwicklungsgang der Blüten. Sitzungsber. d. k. k. böhm. Ges. d. Wiss. 1896/1900.

Crüger, H., Abriß der Entwicklungsgeschichte der Blüte von Couroupita guianensis. Linnaea 1848.

Dickson, A., On diplostemonous Flowers. Transact. bot. Soc. Edinburgh, Vol. VIII, 1864.

Ders., On the morphological Constitution of the Androeceum of Mentzelia, and its Analogy with that of certain Rosaceae. Transact. bot. Soc. Edinbourgh, Vol. VIII, 1865.

Duchartre, Sur l'organogenie de la fleur des Malvacées, 1844/45.

Eichler, A. W., Blütendiagramme, 1875/78.

Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien: Schumann, K., Tiliaceae, Malvaceae, Bombaceae, Sterculiaceae; Keller, R., Hypericum; Reiche, K., Cistaceae; Niedenzu, F., Myrtaceae, Puniaceae, Lecythidaceae; Prantl, K. und Kündig, J., Papaveraceae; Focke, W. O., Rosaceae; Taubert, P., Leguminosae; Gilg, E., Loasaceae.

Frank, A. H., Über die Entwicklung einiger Blüten usw. Pringsheim's Jahrbücher f. wiss. Bot. 1875.

Goebel, K. v., Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane, 1883.

Ders., Organographie, Bd. I, 2. Aufl., 1913; Bd. II, 1. Aufl., 1900.

Ders., Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes, III. Bot. Ztg. 1882.

Ders., Über gefüllte Blüten. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. 1886.

Ders., Über gepaarte Blattanlagen. Flora 1911.

Hofmeister, W., Allgemeine Morphologie 1868.

Lotsy, J. P., Vorträge über botanische Stammesgeschichte, Bd. III, 1911.

Masters, On some points in the morphology of the Malvales. Journ. Linn. Soc. London, Vol. X, 1868.

Molly, E., Untersuchungen über die Blütenentwicklung der Hypericineen und Loasaceen mit besonderer Berücksichtigung der verzweigten Staubgefäße, 1875.

Murbeck, W., Untersuchungen über den Blütenbau der Papaveraceen, 1912.

Ders., Über die Baumechanik bei Änderungen im Zahlenverhältnis der Blüte, 1914.

Payer, J., Organogenie de la fleur, 1857.

Pax, F., Allgemeine Morphologie, 1890.

Pfeffer, Blütenentwicklung der Primulaceen und Ampelideen. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. VIII.

Racine, R., Zur Kenntnis der Blütenentwicklung und des Gefäßbündelverlaufes der Loasaceen, 1889.

Rohrbach, P., Entwicklungsgeschichte von Acacia oxycedrus. Bot. Ztg. 1870.

van Tieghem, Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur.

Schröter, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Malvaceenandroeceums. Jahrb. d. Berliner bot. Gartens II.

Warming-Moebius, Handbuch der systematischen Botanik, 3. Aufl., 1911.

Wettstein, R., Handbuch der systematischen Botanik, 2. Aufl., 1911.

Figurenerklärungen zu Tafel I—XI.

Tafel I.

Cistaceae.

Fig. 1. Cistus polymorphus.
Fig. 2. Helianthemum polifolium.
Fig. 3. Helianthemum polifolium.
Fig. 4. Helianthemum polifolium.
Fig. 5. Helianthemum ledifolium.
Fig. 6. Helianthemum salicifolium.
Fig. 7. Helianthemum salicifolium.
Fig. 8. Lechea Drummondii.
Fig. 9. Lechea Drummondii.

Tafel II.

Hypericaceae.

Fig. 1. Brathys prolifica.
Fig. 2. Brathys Drummondii.
Fig. 3. Brathys Drummondii.
Fig. 4. Brathys prolifica.
Fig. 5. Hypericum calycinum.
Fig. 6. Hypericum perforatum.
Fig. 7. Hypericum Elodes.
Fig. 8. Hypericum aegyptiacum.
Fig. 9. Hypericum aegyptiacum.

Tafel III.

Tiliaceae.

Fig. 1. Corchorus torquipes.
Fig. 2. Corchorus torquipes.
Fig. 3. Corchorus capsularis.
Fig. 4. Sparmannia africana.
Fig. 5. Sparmannia africana.
Fig. 6. Tilia spectabilis.
Fig. 7. Tilia ulmifolia.
Fig. 8. Zwischenform zwischen Corchorus und Tilia.

Tafel IV.

Malvaceae.

Fig. 1. Gossypium herbaceum.
Fig. 2. Gossypium herbaceum.
Fig. 3. Goethea strictiflora.
Fig. 4. Malva silvestris.
Fig. 5. Malva parviflora.
Fig. 6. Malva parviflora.
Fig. 7. Gefäßbündelverlauf der Malvaceen (schematisch).
Fig. 8. Antheren von Malva parviflora.

Tafel V.

Sterculiaceae und Bombaceae.

Fig. 1. Büttneria scabra.
Fig. 2. Theobroma Cacao.
Fig. 3. Dombeya (Astrapaea) Wallichii.
Fig. 4. Dombeya (Astrapaea) Wallichii.
Fig. 5. Bombax malabarica.

Tafel VI.

Loasaceae.

Fig. 1. Loasa triphylla.
Fig. 2. Loasa triphylla.
Fig. 3. Cajophora lateritia.
Fig. 4. Blumenbachia Hieronymi.
Fig. 5. Blumenbachia Hieronymi.

Tafel VII.

Lõasaceae.

Fig. 6. Loasa triphylla.
Fig. 7. Blumenbachia Hieronymi.
Fig. 8. Blumenbachia Hieronymi.

Tafel VIII.

Myrtaceae.

Fig. 1. Callistemon salignus.
Fig. 2. Callistemon salignus.
Fig. 3. Callistemon salignus.
Fig. 4. Myrtus communis.
Fig. 5. Melaleuca micromera.
Fig. 6. Melaleuca micromera.

Tafel IX[1]).

Lecythidaceae: Couroupita guianensis.

Fig. 1—3 präparierte Vegetationspunkte von Blüten. Fig. 4 und 5 Längsschnitte.

Tafel X.

Rosaceae.

Fig. 1. Agrimonia odorata.
Fig. 2. Agrimonia leucantha.
Fig. 3. Agrimonia Eupatoria.
Fig. 4. Agrimonia Eupatoria Hungerform.
Fig. 5—8. Agrimonia leucantha.
Fig. 9. Agrimonia Eupatoria Pleiomerie.
Fig. 10—12. Agrimonia Eupatoria Meiomerie.
Fig. 13. Agrimonia Eupatoria Pleio- und Meiomerie.

Tafel XI.

Mimosaceae.

Fig. 1. Albizzia lophantha.
Fig. 2. Calliandra tetragona.
Fig. 3. Calliandra tetragona.
Fig. 4. Acacia paradoxa.
Fig. 5. Mimosa pudica.

Legende:

S = Sepalum. P = Petalum. st = Stamen. s = Staminodium.
x (Tafel I Fig. 6) = Stelle von Sep. 1 und 2.

1) C. Hoerger, mikrophot.

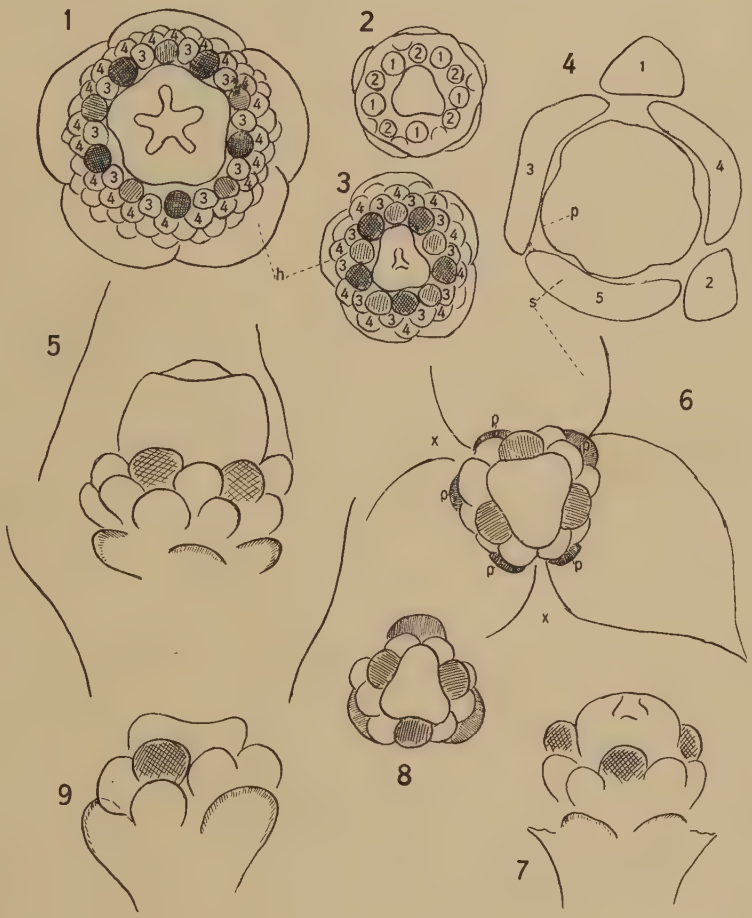
Lebenslauf.

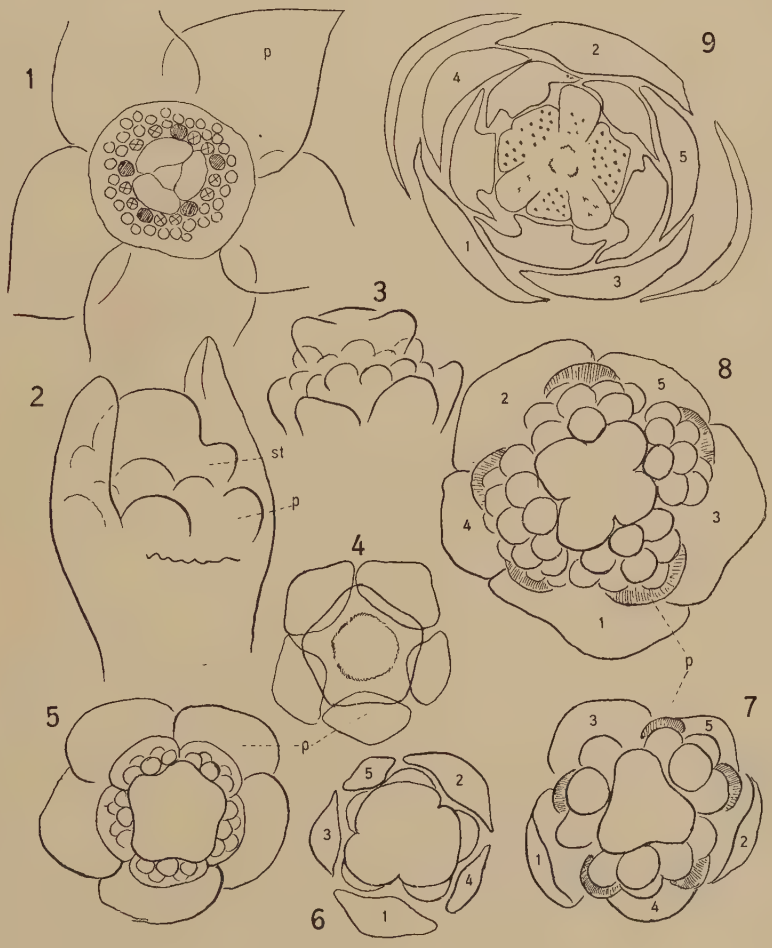
Der Verfasser wurde zu Straubing am 14. März 1893 als Sohn des Kommerzienrates und Verlegers Max Hirmer geboren. Vom Herbst 1904 bis Sommer 1913 besuchte er das K. humanistische Wilhelmsgymnasium zu München, wo er im Sommer 1913 die Reifeprüfung bestand. Im November 1913 an der Ludwig-Maximilian-Universität zu München immatrikuliert, widmete sich der Verfasser erst dem Studium der Kunstgeschichte und alten Geschichte, um im Herbst 1914 sich dem Studium der Naturwissenschaften, insbesondere der Botanik, zuzuwenden. Die vorliegende Arbeit wurde begonnen am 1. Mai 1916, abgeschlossen am 23. Mai 1917.

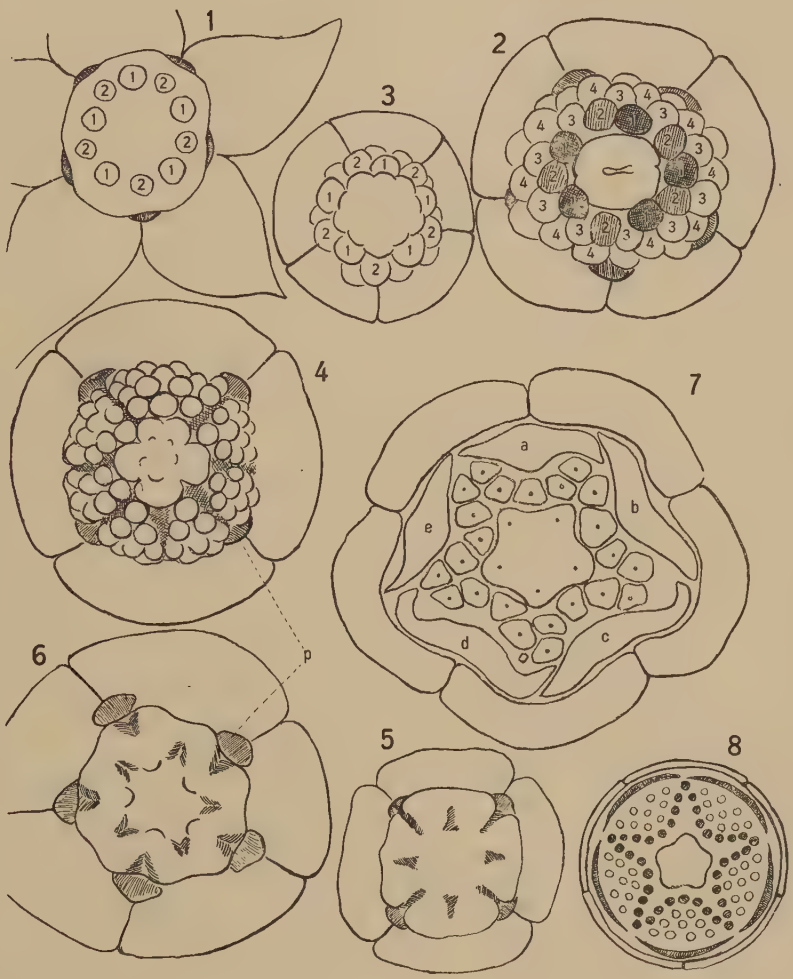
Tag der mündlichen Prüfung war der 5. Juni 1917.

Vorlesungen und Praktika wurden belegt bei folgenden Herren: v. Pöhlmann, Wölfflin, Wolters, Voll und L. A. Mayer, Röntgen, v. Baeyer, Prandtl, Wieland, v. Goebel, Loew, Renner, Hegi, v. Hertwig, Maaß, Buchner, Rothpletz, Broili, Stromer v. Reichenbach.

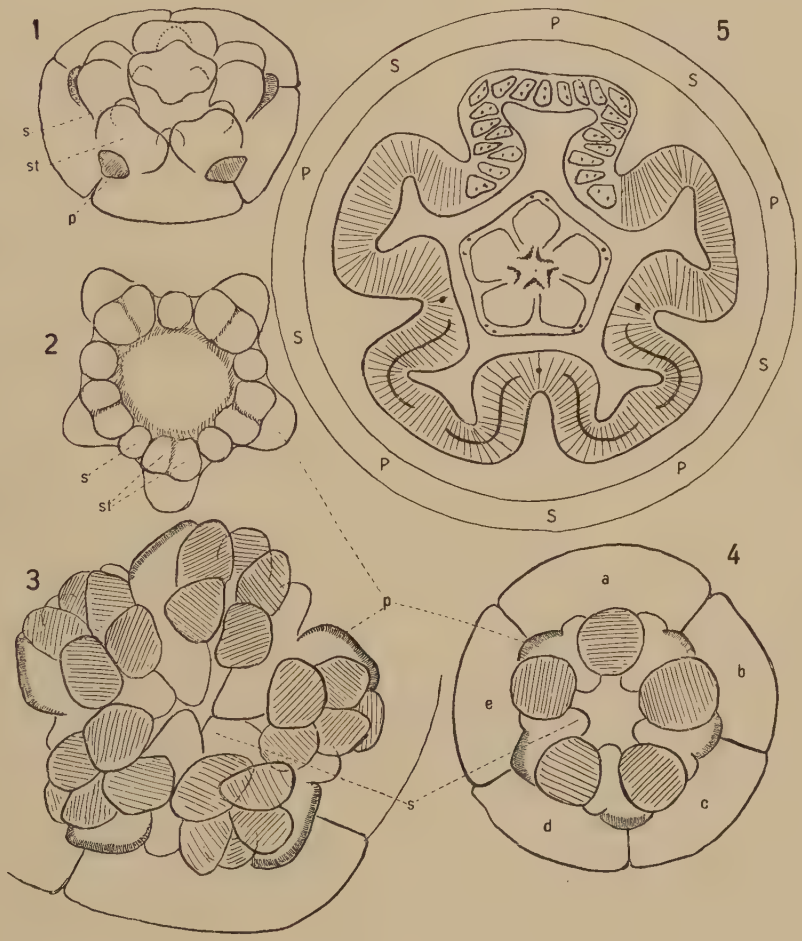
BUCHDRUCKEREI ANT. KÄMPFE, JENA.

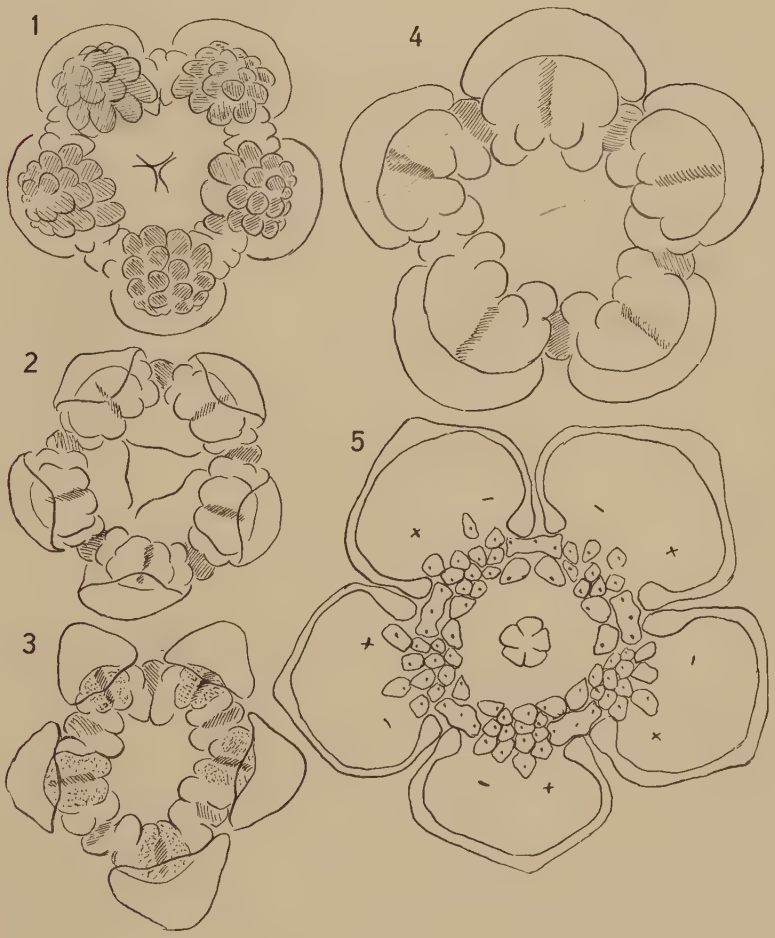

1
2
3
4
5
6
7
8
9
h
p
x
s

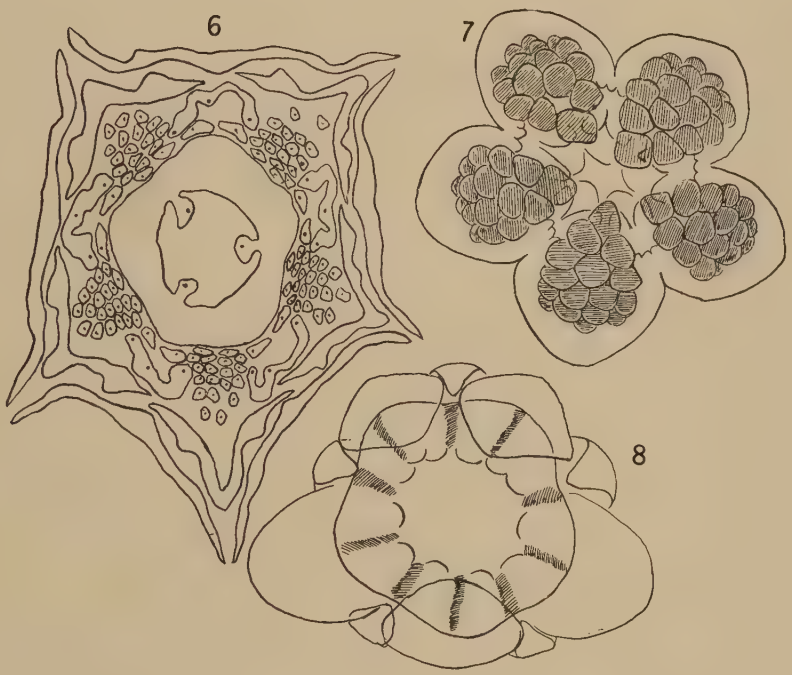

1
p
9
2
4
5
1
3
3
2
st
p
8
5
2
4
3
1
4
p
5
p
7
3
5
2
1
4
5
2
3
4
6
1

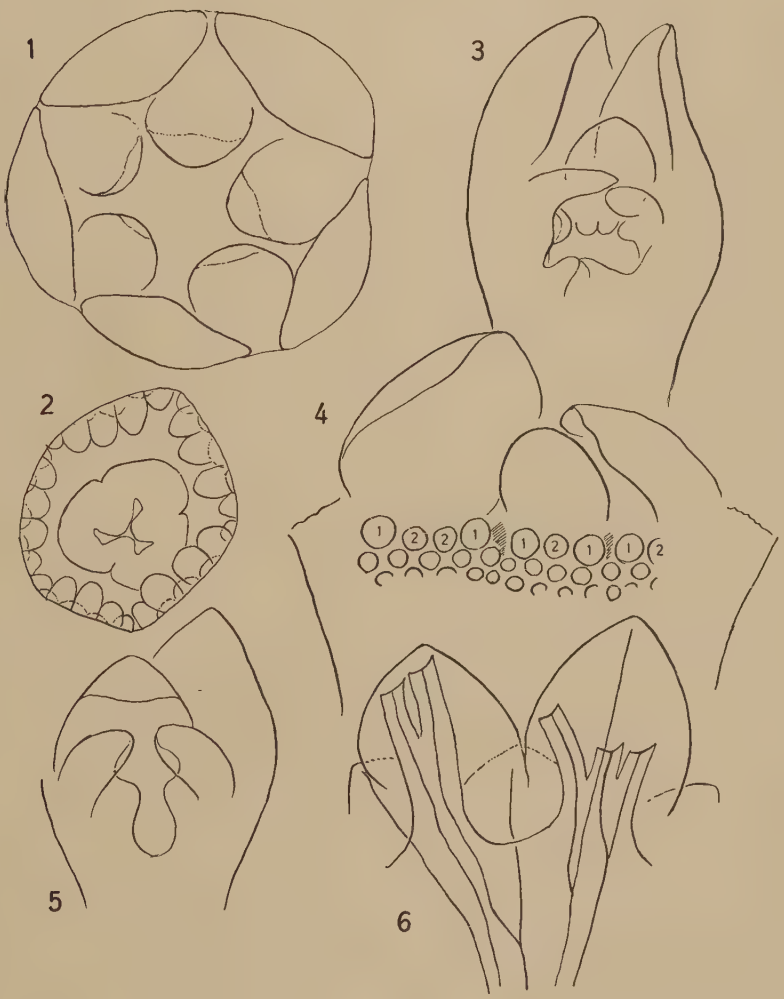

1
2
3
4
5
6
7
8
a
b
c
d
e
p

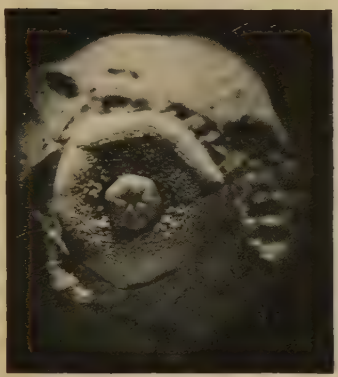
1
2
4
3
p
5
6
7
a
c
8
b


1
s
st
p
2
s
st
3
p
s
4
a
b
c
d
e
5
P
S
P
S
P
S
P
S
P
S


1
2
3
4
5

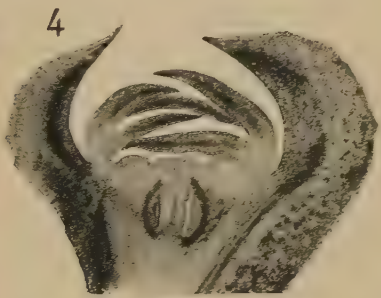

6
7
8


1
3
2
4
5
6

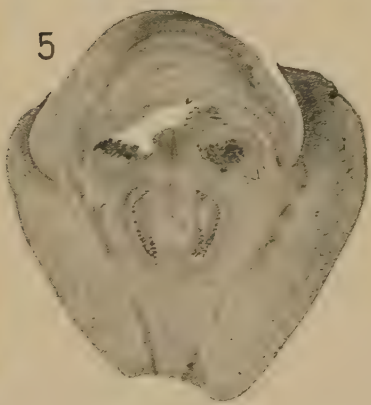


1

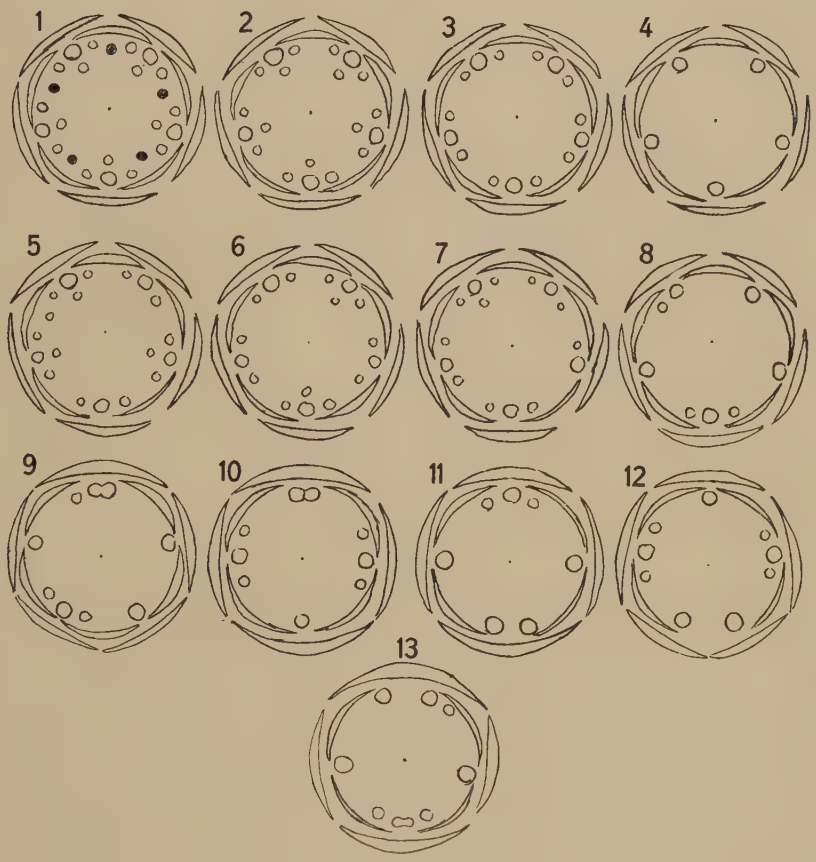
2 3

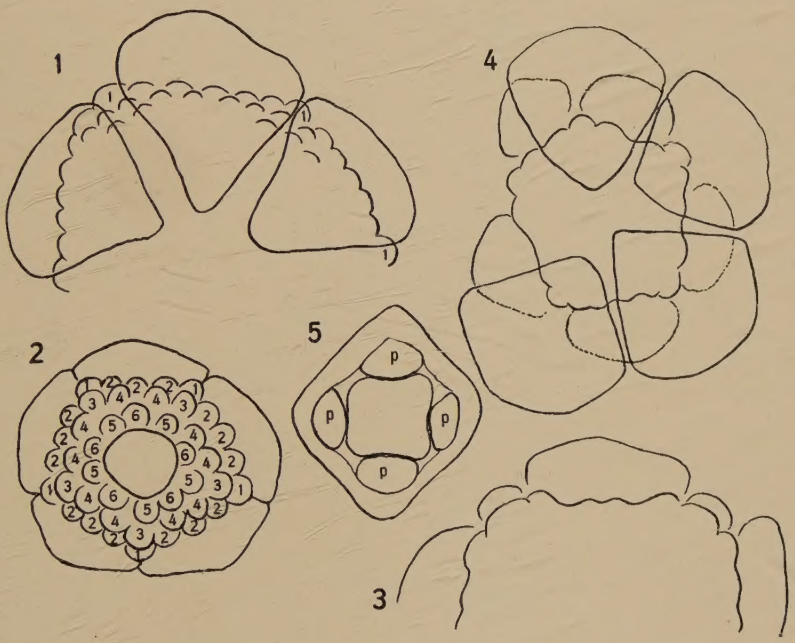


4



5


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13


1
4
2
5
p
p
p
p
3